ISSN 0181-0642

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 7 1985 N° 3

Juillet-Septembre 1985

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1985 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1260 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 360 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 7, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 3

SOMMAIRE — *CONTENTS*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 3 : 179-187.

Une nouvelle espèce de grue, *Grus afghana* (Aves, Gruiformes), du Miocène supérieur de Molayan, Afghanistan

par Cécile MOURER-CHAUVIRÉ, Jean-Christophe BALOUET, Yves JEHENNE et Émile HEINTZ

Résumé. — Une nouvelle espèce de grue, *Grus afghana*, est décrite dans le gisement de Molayan, daté du Turolien moyen. C'est le premier oiseau fossile décrit en Afghanistan.

Abstract. — A new species of crane, *Grus afghana*, is described in the site of Molayan, the age of which is Middle Turolian. It is the first fossil bird species described from Afghanistan.

C. MOURER-CHAUVIRÉ, *Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie de l'Université Claude-Bernard, associé au CNRS (UA 11), 27-43, Bd du Onze-Novembre, 69622 Villeurbanne cedex.*
J.-C. BALOUET, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université Pierre et Marie Curie, 4, place Jussieu, 75005 Paris.*
Y. JEHENNE, *Laboratoire de Paléontologie (UA 12), Faculté des Sciences, 40, av. du Recteur Pineau, 86022 Poitiers.*
E. HEINTZ, *Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie (UA 12), 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Les missions paléontologiques effectuées en Afghanistan dans le cadre de la mission permanente du CNRS (MP 1) ont permis de trouver de nombreux gisements de mammifères, datés du Miocène supérieur et du Pliocène inférieur et moyen (BRUNET *et alii*, 1981). Parmi ceux-ci, le gisement de Molayan, daté du Miocène supérieur (Turolien moyen, HEINTZ *et alii*, 1978), a fourni les trois restes d'oiseaux étudiés ici. Bien que des oiseaux fossiles aient également été signalés en Afghanistan dans le bassin de Bamian (LANG et LAVOCAT, 1968), ceux de Molayan sont les premiers restes spécifiquement identifiables.

I. ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ordre GRUIFORMES

Famille Gruidae Vigors, 1825

Genre **GRUS** Pallas, 1766

Grus afghana n. sp.
(Pl. I)

Holotype : Tarsométatarse gauche, partie distale, n° MOL 429, collections Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN).

Paratypes : Diaphyse et extrémité distale de tibiotarse gauche, n° MOL 427 ; tarsométatarse gauche, partie proximale, n° MOL 428. Collections MNHN.

Horizon et localité : Miocène supérieur, Turolien moyen, âge environ 8 MA. Gisement de Molayan, bassin de Khordkabul, Afghanistan.

Matériel : Holotype et paratypes seulement.

Diagnose : Forme morphologiquement très proche de la grue cendrée actuelle, *Grus grus*. Aile de la trochlée externe fortement développée vers l'arrière et relevée vers le haut. Sur la face antérieure, présence d'une petite dépression au-dessus de la surface articulaire de la trochlée externe.

Dimensions : Tableau I.

Étymologie : De l'Afghanistan, où cette grue a été découverte.

Description

Sur la partie distale de tarsométatarse, holotype (MOL 429), les trochlées médiane et interne sont incomplètes sur la face postérieure. La longueur relative des trochlées est comparable à celle que l'on observe chez les espèces actuelles du genre *Grus*. Le foramen distal s'ouvre nettement au-dessus de l'échancrure intertrochléenne externe, aussi bien sur la face antérieure que sur la face postérieure. La facette métatarsienne est très faiblement marquée. La trochlée externe se prolonge vers l'arrière par une aile assez saillante en arrière et assez fortement redressée vers le haut. Cette partie distale de tarsométatarse est un peu comprimée latéralement, mais cela correspond sans doute à une déformation en cours de fossilisation.

La partie proximale de tarsométatarse (MOL 428) montre seulement la partie antérieure des deux cotyles, interne et externe, resserrées l'une contre l'autre par la fossilisation. La proéminence intercotylienne n'est pas conservée. Sur la face antérieure il existe une grande ouverture à l'emplacement des deux foramens proximaux ; elle est probablement due à un artéfact. L'insertion ligamentaire proximale interne est visible. La gouttière métatarsienne antérieure est fortement accentuée par suite de la compression latérale de l'os. L'hypotarse présente une crête interne, bien conservée, et une autre crête, située du côté externe et beaucoup moins saillante. La disposition de l'hypotarse est la même que chez la grue cendrée actuelle mais le canal n'est pas visible. Des tendons ossifiés sont conservés tout le long de la face postérieure de l'os.

Au tibiotarse (MOL 427) il manque l'extrémité proximale et la partie interne de l'extrémité distale. La crête fibulaire est conservée mais, par suite d'une déformation *post-mortem*, elle a été rejetée sur la face antérieure. Elle présente un développement comparable à celui de la grue cendrée actuelle. La fibula est également conservée partiellement et se trouve en avant de la crête fibulaire. La diaphyse est comprimée latéralement par suite de la fossilisation. Cependant, à la partie distale, sa face antérieure est aplatie comme chez les gruidés actuels. Des tendons ossifiés très puissants sont présents sur les faces antérieure et postérieure.

A la partie distale le condyle externe est seul conservé. On peut voir au-dessus un sillon pour le *peroneus profondus*, bordé d'une crête en relief de chaque côté. Le pont sus-tendineux est présent mais incomplet. A la base et du côté externe de ce pont on peut voir un tubercule qui est seulement partiellement conservé. Sur la face externe, il existe une indentation dans le contour distal du condyle externe. La proéminence ligamentaire externe est peu développée.

Ces trois pièces, récoltées à proximité les unes des autres dans le même gisement, appartiennent à un membre postérieur gauche et proviennent vraisemblablement d'un même individu.

Comparaison avec les formes actuelles

Les grues actuelles sont représentées par quatre genres, *Grus* Pallas, 1766, *Bugeranus* Gloger, 1842, *Anthropoides* Vieillot, 1816, et *Balearica* Brisson, 1760 (Peters, 1963).

Le genre *Balearica* constitue l'unique représentant actuel de la sous-famille des Balearicinae. Le tarsométatarse se distingue de celui des autres Gruidae par une extrémité distale beaucoup plus dilatée, des trochlées externe et interne proportionnellement plus allongées par rapport à la trochlée médiane et une trochlée interne moins rejetée en arrière.

Les trois autres genres constituent la sous-famille des Gruinae. Le genre *Anthropoides* a un tarsométatarse proportionnellement plus grêle que celui des genres *Grus* et *Bugeranus*. Dans le genre *Bugeranus*, la trochlée externe est un peu plus courte par rapport à la trochlée médiane que dans le genre *Grus* ; sur la face postérieure, la trochlée médiane est plus allongée ; le foramen distal est situé plus près de l'échancrure intertrochléenne externe ; sur la face interne de la trochlée interne se trouve une fosse beaucoup plus marquée que dans le genre *Grus*.

Par tous leurs caractères morphologiques les restes de Molayan se rapprochent beaucoup de l'espèce actuelle *Grus grus*, la grue cendrée. Le tarsométatarse de la forme

d'Afghanistan se distingue cependant de celui de l'espèce actuelle par les caractères suivants :

— le plan sagittal de la trochlée externe est légèrement oblique par rapport à celui de la trochlée médiane (ces plans sont parallèles chez *G. grus*) mais ceci est peut-être dû à une déformation au cours de la fossilisation ;

— l'aile de la trochlée externe est plus saillante en arrière et plus redressée vers le haut ;

— il existe une petite dépression sur la face antérieure, au-dessus de la surface articulaire de la trochlée externe.

TABLEAU I. — Dimensions du tarsométatarse et du tibiotarse chez *G. afghana, G. grus, G. miocenicus* et *G. pentelici* (en mm).

	Grus afghana	*Grus grus* actuelle (Lyon 133-1)	*G. miocenicus*[1]	*G. pentelici*
TARSOMÉTATARSE				
Longueur totale	—	242,0	—	—
Partie proximale	MOL 428			
Longueur conservée	142,0	—	—	—
Diamètre de la face antérieure de la cotyle int. à la crête int. de l'hypotarse	20,6	21,4	—	—
Partie distale	MOL 429			
Longueur conservée	67,4	—	—	—
Largeur distale maximale	23,0	23,6	—	26,0
Largeur trochlée interne	6,0	6,5	—	7,5
Diamètre trochlée interne	—	12,3	—	—
Longueur trochlée médiane	16 env.	17,5	14,0	—
Largeur trochlée médiane	8,7 env.	9,7	8,0	9,8
Diamètre trochlée médiane	11,8 env.	11,8	—	12,3
Longueur trochlée externe	13,1	13,5	—	—
Largeur trochlée externe	6,0	6,7	—	6,5
Diamètre trochlée externe	12,4	12,9	—	12,9
Distance de la base du for. dist. au sommet de l'échancrure intertrochl.				
face antérieure	5,6	5,8	—	7,1
face postérieure	4,2	4,8	—	5 env.
TIBIOTARSE	MOL 427			
Longueur totale	—	277,0	—	—
Longueur conservée	262,0	—	—	—
Largeur condyle externe	6,6	7,6	—	—
Hauteur condyle externe	13,9	14,0	—	—
Diamètre condyle externe	21,5 env.	20,5	—	—

1. Mesures d'après GRIGORESCU et KESSLER (1977).

Comparaison avec les formes fossiles

1 — Le genre *Palaeogrus* Portis, 1885

Le genre *Palaeogrus* renferme quatre espèces allant de l'Éocène moyen au Miocène inférieur d'Europe. La diagnose du genre est basée sur les caractères de la partie distale du tibiotarse et de l'humérus, et de la partie proximale du tarsométatarse (Cracraft, 1973). La partie de la diagnose concernant le tibiotarse est la suivante : « Tibiotarsus with external condyle slightly flattened distally, but distal margin smooth and without evidence of indentation » (Cracraft, 1973 : 77).

Dans la forme de Molayan le condyle externe montre une trace d'indentation. La surface articulaire distale se poursuit sur la face externe en formant une ondulation tout à fait semblable à celle qui existe dans le genre actuel *Grus* et non dans le genre *Palaeogrus*.

Il n'existe pas de description détaillée de l'extrémité distale du tarsométatarse de *Palaeogrus* mais nous avons pu étudier un tarsométatarse distal de *Palaeogrus excelsa*, conservé dans les collections du MNHN (SG 9020). Sa forme générale est assez proche de celle du genre actuel *Grus* mais le foramen distal s'ouvre plus près de l'échancrure intertrochléenne que chez la grue cendrée et chez la forme de Molayan et la trochlée externe est aplatie sur son bord externe alors qu'elle est un peu renflée chez *G. grus* et *G. afghana*.

En conclusion la forme de Molayan ne peut pas être rangée dans le genre *Palaeogrus*.

2 — Le genre *Pliogrus* Lambrecht, 1933

K. Lambrecht (1933 : 522) a créé le genre *Pliogrus* et l'espèce *P. germanicus* pour un tibiotarse distal provenant d'Eppelsheim, en Allemagne. Le caractère morphologique qu'il indique comme permettant de distinguer *Pliogrus* des autres Gruidae est l'absence sur le condyle tibial externe d'un tubercule dirigé latéralement et sur lequel s'insère le muscle *peroneus profondus*. Mais, d'après l'illustration qu'il donne, ce tubercule se trouve sur le condyle interne et il est habituellement désigné sous le nom de proéminence ligamentaire interne (Howard, 1929). En outre, il ne sert pas à l'insertion du muscle *peroneus profundus* car ce muscle ne s'insère pas sur le tibiotarse comme l'ont déjà fait remarquer P. Brodkorb (1963) et J. Cracraft (1973). Enfin, l'absence de proéminence ligamentaire interne sur la forme d'Eppelsheim peut sans doute s'expliquer par le mauvais état de conservation de cette pièce.

D'après l'illustration donnée par K. Lambrecht (1933, fig. 156), le tibiotarse d'Eppelsheim se distingue de celui des autres Gruidae par les caractères suivants :

— sa forme est très comprimée antéro-postérieurement en vue distale ;
— le condyle interne est convexe sur la face interne ;
— la fosse intercondylienne antérieure est large et peu profonde.

K. Lambrecht a également transféré dans le genre *Pliogrus* la forme fossile de Pikermi, *Pliogrus pentelici*, auparavant placée dans le genre *Grus* (Gaudry, 1862*a* et *b*). Remarquons que dans le matériel de Pikermi ne se trouve pas de tibiotarse distal et qu'il

n'était donc pas possible de vérifier sur ce matériel le seul caractère défini pour séparer les genres *Pliogrus* et *Grus*. Nous maintenons donc le genre *Pliogrus* uniquement pour l'espèce-type, *Pliogrus germanicus* ; les caractères indiqués précédemment constituent la nouvelle diagnose de ce genre. Le tarsométatarse lectotype de l'espèce *Pliogrus pentelici* étant très proche de celui des grues actuelles, nous replaçons cette espèce dans le genre *Grus*.

3 — L'espèce *Grus miocenicus* Grigorescu et Kessler, 1977

Cette espèce a été décrite dans le Sarmatien moyen (Bessarabien) de Roumanie (Grigorescu et Kessler, 1977). D'après F. Rögl et F. Steininger (1983), le Bessarabien correspond à la limite entre le Miocène moyen et le Miocène supérieur, ou encore à la fin de l'Astaracien et au début du Vallésien, c'est-à-dire à un âge compris entre — 12 et — 11 MA. Cette forme est donc plus ancienne que celle de Molayan.

Une partie des caractères indiqués par D. Grigorescu et E. Kessler pour séparer *G. miocenicus* des formes actuelles ne sont pas visibles sur *G. afghana* parce que, chez celle-ci, la diaphyse est déformée par la fossilisation, le processus articulaire situé au-dessus de la facette métatarsienne est caché par la présence de tendons ossifiés, la trochlée interne est incomplètement conservée.

Cependant, chez *G. afghana*, comme chez la grue cendrée actuelle, la facette métatarsienne est à peine visible, alors qu'elle est bien développée chez *G. miocenicus*. Chez *G. afghana*, la concavité de la bordure interne de la trochlée interne est semblable à celle de la grue cendrée ; elle est plus courte chez *G. miocenicus*. La trochlée médiane a la même forme que chez la grue cendrée ; elle est plus allongée chez *G. miocenicus*. Enfin, *G. afghana* est pratiquement de même taille que la grue cendrée tandis que *G. miocenicus* est un peu plus petite (tabl. I).

4 — L'espèce *Grus pentelici* Gaudry, 1862

La grue de Pikermi, *G. pentelici*, est pratiquement du même âge que celle de Molayan (Turolien moyen, zone MN 12). A. Gaudry (1862*a* et *b*) avait attribué à cette espèce de nombreux éléments parmi lesquels J. Cracraft (1973) a désigné comme lectotype une extrémité distale de tarsométatarse (MNHN, non numéroté).

Parmi les caractères indiqués par J. Cracraft comme diagnose du genre *Pliogrus* se trouvent des caractères concernant ce tarsométatarse et donc se rapportant à l'espèce *Grus pentelici* : « Tarsometatarsus with scar for attachment of metatarsal I very shallow. Distal foramen opens very close to outer intertrochlear notch (in posterior view). »

Les différences entre *G. afghana* et *G. pentelici* sont les suivantes :

— chez *G. afghana*, sur la face antérieure, la base du foramen distal est située pratiquement au même niveau que la limite supérieure de la surface articulaire de la trochlée médiane, tandis que chez *G. pentelici* la base du foramen se trouve nettement au-dessus ;

— chez *G. afghana* il existe une gouttière bien marquée joignant le foramen distal à l'échancrure intertrochléenne externe ; cette gouttière est faiblement creusée chez *G. pentelici* ;

— la taille de *G. afghana* est légèrement inférieure à celle de *G. pentelici* (tabl. I).

Parmi les autres éléments attribués à *G. pentelici* et conservés dans les collections du MNHN, l'humérus correspond bien à un Gruidae mais la partie proximale de tibiotarse, la partie distale de fémur et peut-être aussi le pelvis n'appartiennent probablement pas à la même forme.

II. PALÉOGÉOGRAPHIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Les autres grands gruiformes contemporains de *Grus afghana* sont la grue de Pikermi (*Grus pentelici*) et deux formes appartenant à la famille des Ergilornithidae, *Urmiornis maraghanus*, d'Iran, et *Amphipelargus majori*, de Samos (Harrison, 1981). Les Ergilornithidae constituent une famille éteinte qui avait acquis une adaptation parallèle à celle des Struthionidae, c'est-à-dire une réduction à deux du nombre de doigts postérieurs.

Il n'est pas étonnant de trouver deux espèces différentes de grue dans des gisements aussi éloignés géographiquement que Pikermi et Molayan. Dans la nature actuelle, et bien que ce groupe soit en voie de disparition il existe encore huit espèces du genre *Grus* sur l'ensemble du continent eurasiatique, et six d'entre elles se trouvent en Sibérie.

La présence d'une grue en Afghanistan est en accord avec l'ensemble des propositions de reconstitution paléoécologique de cette région au Miocène supérieur. Le gisement de Molayan est contemporain de ceux de Maragha (Iran), du U sandstone des Siwaliks (Pakistan) et de Pikermi (Grèce) mais aucun des oiseaux trouvés dans ces gisements n'a été trouvé, pour le moment, en Afghanistan. La présence de cette grue constitue aussi une différence supplémentaire entre les faunes de Molayan et celles du Pakistan, différences expliquées par l'existence probable d'une barrière géographique entre le plateau du Potwar et l'Afghanistan (Heintz et Brunet, 1982). L'idée d'un milieu ouvert, de type prairie ou savane, sous climat tropical à saisons alternativement sèches et humides, tel qu'il est évoqué par l'ensemble des autres éléments de la faune de Molayan, concorde tout à fait avec la présence d'une grue.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Brodkorb, P., 1963. — Miocene birds from the Hawthorne formation. *Q. Jl Fla Acad. Sci.*, Gainesville, **26** (2) : 159-167, pl. 1.

Brunet, M., É. Heintz et S. Sen, 1981. — Datations paléontologiques et séquence biochronologique dans le Néogène continental d'Afghanistan. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* **293**, sér. III : 305-308.

Cracraft, J., 1973. — Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **151** (1) : 1-127, 51 fig., 49 tabl.

Gaudry, A., 1862*a*. — Note sur les débris d'oiseaux et de reptiles trouvés à Pikermi (Grèce), suivie de quelques remarques de paléontologie générale. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 2e sér., **19** : 629-640, pl. XVI.

— 1862*b*. — Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Savy éd., Paris : 474 p., LXXV pl., 1 carte.

Grigorescu, D., and E. Kessler, 1977. — The Middle Sarmatian avian fauna of South Dobrogea. *Revue roum. Géol. Géoph. Géogr.*, Bucuresti, Géologie, **21** : 93-108, 5 pl.

Harrison C. J. O., 1981. — A re-assignment of *Amphipelargus majori* from Ciconiidae (Ciconiiformes) to Ergilornithidae (Gruiformes). *Tertiary Res.*, Rotterdam, **3** (3) : 111-112, 2 text-figs.

Heintz, É., et M. Brunet, 1982. — Une barrière géographique entre le sous-continent indien et l'Eurasie occidentale pour les faunes continentales du Miocène supérieur. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* **294**, sér. II : 477-480.

Heintz, É., M. Brunet, et J. P. Carbonnel, 1978. — Découverte du premier grand gisement à Mammifères fossiles d'Afghanistan. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* **286**, sér. D : 945-947.

Howard, H., 1929. — The avifauna of Emeryville shellmound. *Univ. Calif. Publs Zool.*, Berkeley, **32** (2) : 301-394, 55 fig., 4 pl.

Lambrecht, K., 1933. — Handbuch der Palaeornithologie. Borntraeger édit., Berlin : 1024 p., 209 fig.

Lang, J., et R. Lavocat, 1968. — Première découverte d'une faune de Vertébrés dans le Tertiaire d'Afghanistan et datation de la série de Bamian. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* **266**, sér. D : 79-82.

Peters, J. L., 1963. — Check-list of birds of the world. Vol. 11, 2nd edit., Harvard Univ. Press, Cambridge : 401 p.

Rögl, F., und F. Steininger, 1983. — Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. *Annln naturh. Mus. Wien,* **85**/A : 135-163.

Planche I. — *Grus afghana* n. sp.

1-4 : Tarsométatarse gauche, partie distale, holotype, n° MOL 429, collection MHNH Paris, grandeur naturelle : 1, face antérieure ; 2, face postérieure ; 3, face latérale externe ; 4, face inférieure.

5-6 : Tarsométatarse gauche, partie proximale, paratype, n° MOL 428, collection MHNH Paris (× 0,5) : 5, face latérale interne ; 6, face latérale externe.

7-8 : Tibiotarse gauche, diaphyse et partie distale, paratype, n° MOL 427, collection MHNH Paris (× 0,5) : 7, détail de la face externe montrant l'indentation du contour distal du condyle externe ; 8, face externe.



PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 3 : 189-213.

The first records of fossil sirenians in the southeastern Pacific Ocean

by Christian DE MUIZON and Daryl P. DOMNING

Résumé. — Les premiers siréniens connus dans le Pacifique sud-est ont été découverts dans le Miocène inférieur à moyen de la Formation Montera sur la côte nord du Pérou et dans la partie du Pliocène inférieur de la Formation Pisco, sur la côte sud du Pérou. Les spécimens miocènes comprennent, entre autres, deux crânes incomplets et sont rapportés à *Metaxytherium calvertense* Kellogg, un dugongidé halitheriiné connu dans le Miocène inférieur à moyen de la Formation Calvert (Maryland, USA). Le sirénien de la Formation Montera diffère des autres formes du Miocène du Pacifique (*Dusisiren*) essentiellement par sa taille plus petite mais aussi par quelques caractéristiques morphologiques variant suivant les espèces. Les spécimens du Miocène péruvien ressemblent également à *Hesperosiren crataegensis*, une forme peut-être synonyme de *M. calvertense*. Une côte isolée d'un dugongidé attribuable à aucun sirénien connu a été trouvée dans la Formation Pisco ; cette nouvelle forme n'a pas été formellement désignée. Bien qu'elle diffère nettement des côtes de *Dugong*, c'est de ce genre qu'elle se rapproche le plus, surtout par sa gracilité qui n'existe chez aucun autre sirénien connu. Ces découvertes apportent un support concret à des spéculations antérieures selon lesquelles les dugongidés hydrodamalinés du Pacifique nord pourraient être issus d'halitheriinés de l'Atlantique ouest ou des Caraïbes qui auraient gagné le Pacifique au Miocène inférieur. De plus, la présence de la même espèce de sirénien (*M. calvertense*) dans l'Atlantique nord et dans le Pacifique sud et son absence dans le Pacifique nord corrobore l'hypothèse, déjà émise, d'un axe d'échange faunique nord-ouest atlantique — sud-est pacifique au Néogène.

Abstract. — The first sirenians known from the southeastern Pacific Ocean have been discovered in the Early to Middle Miocene Montera Formation and in the Early Pliocene portion of the Pisco Formation on the coast of Peru. The Miocene specimens, including two partial skulls, represent *Metaxytherium calvertense* Kellogg, a halitheriine dugongid previously known from the Early to Middle Miocene Calvert Formation (Maryland, USA). The Montera Formation sirenian differs from the other Miocene forms of the Pacific Ocean (*Dusisiren*) principally in its smaller size as well as in several morphological features. The Peruvian specimens also resemble *Hesperosiren crataegensis*, a possible senior synonym of *M. calvertense*. A single rib of a dugongid has been found in the Pisco Formation, but it cannot be referred to any known sirenians ; this new form is not formally named. Although it clearly differs from *Dugong* ribs it is more similar to this genus than to any other dugongid mainly in its slenderness which is not seen in the other known sirenians. These discoveries subtantiate previous speculations that hydrodamaline dugongids of the North Pacific could have arisen from West Atlantic-Caribbean halitheriines that passed through the Central American Seaway in the Early Miocene. Moreover, the occurrence of the same sirenian species (*M. calvertense*) in the North Atlantic and in the South Pacific, and its absence in the North Pacific corroborates the hypothesis, already proposed, of a Northwest Atlantic — Southeast Pacific axis of faunistic exchanges during the Neogene.

Resumen. — Los primeros Sirénidos conocidos en el Pacífico sureste fueron descubiertos en el Mioceno inferior a medio de la Formación Montera y en la parte Plioceno inferior de la Formación Pisco en la costa del Perú. Los especímenes miocenos, entre otros, dos craneos incompletos, se refieren a *Metaxytherium calvertense* Kellogg, un dugóngido halitheriino, conocido en el Mioceno inferior a medio de la Formación Calvert (Maryland, USA). El sirénido de la Formación Montera difiere de

las otras formas del Mioceno del Pacifico (*Dusisiren*) esencialmente por su tamaño mas reducido pero tambien por caracteristicas morfológicas que varian segun las especies. Los especímenes del Mioceno peruano parecen tambien a *Hesperosiren crataegensis*, una forma quizás sinonima de *M. calvertense*. Una costilla aislada de un dugóngido fue encontrada en la Formación Pisco y no se refiere a ningun sirénido conocido ; esta nueva forma no fue formalmente nombrada. Aun que difiera nitidamente de las costillas de *Dugong* está mas vecina de este género que de cualquier otro dugóngido principalmente en su gracilidad que no se encuentra en los otros sirénidos conocidos. Estos hallazgos confirman previas especulaciones segun las cuales los dugóngidos hydrodamálinos del Pacifico Norte podrian descender de halitherínos del Atlántico oeste o del Caribe que hubieran entrado en el Pacifico en el Mioceno inferior. Ademas, la presencia de la misma especie de sirénido (*M. calvertense*) en el Atlantico Norte y en el Pacifico sur y su ausencia en el Pacifico Norte, corrobora la hypotesis, ya formulada, de un eje de intercambios faunísticos Noroeste Atlántico — Sureste Pacifico en el Neogeno.

C. de Muizon, *Institut de Paléontologie, UA 12 CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
D. P. Domning, *Laboratory of Palaeobiology, Department of Anatomy, Howard University, Washington D.C. 20059, USA.*

Introduction

In the course of paleontological fieldwork in the Late Tertiary marine deposits of coastal Peru, one of us (C. M.) discovered, in 1980, the first remains of sirenians known from the Pacific coast of South America. These comprise, first, two partial skulls with a mandible and an anterior thoracic vertebra from the Early or Middle Miocene Montera Formation in the Department of Piura, northern coast of Peru ; and second, an isolated rib of an indeterminate dugongid from the Early Pliocene portion of the Pisco Formation, in the Sacaco area, Department of Arequipa, southern coast of Peru (fig. 1). These specimens shed the first light on the history of sirenians in the southeastern Pacific Ocean, and corroborate some zoogeographic hypotheses previously proposed. Hence they provide a welcome supplement to the previous studies of sirenian evolution in the North Pacific (Domning, 1978) and South America (Domning, 1982) and to studies in progress on Caribbean and western Atlantic sirenians (Domning, in preparation).

Abbreviations

AMNH : American Museum of Natural History, New York, USA. MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France. USNM : National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA. e : estimated (measurement).

I. THE PIURA SPECIMENS (EARLY TO MIDDLE MIOCENE)

A — Geological setting and age

The specimens were found at a locality called " Cerro Chocan " approximately 1 km south of the road from Piura to Paita, about two-thirds of the way to Paita, on the northern Peruvian coast (32 km west of Piura ; L = 5°7'21" S ; l = 80°54'52" W). The

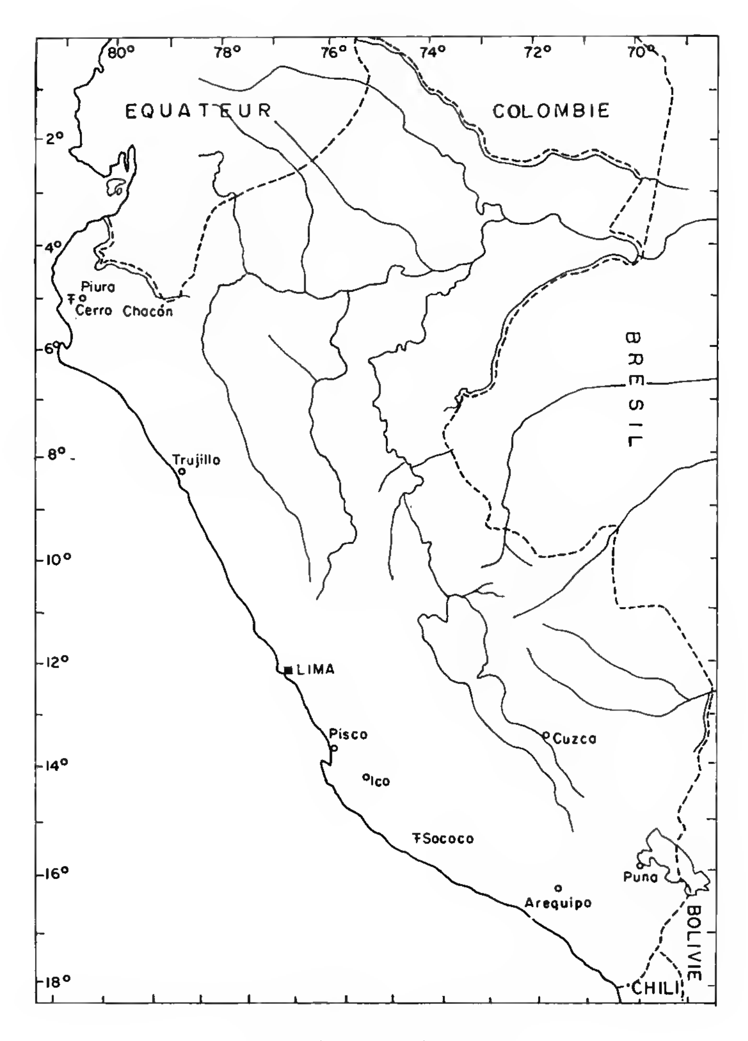


FIG. 1. — Locality map.

locality can be clearly seen from the road as two adjacent hills whose base is formed by the Paleozoic basement and whose tops are flat tables of yellowish sandy organic limestone and coquina from 10 to 30 m thick. These rocks were identified as belonging to the Montera Formation on the basis of their very peculiar lithology, which is identical to that seen at the type locality 150 km to the south (SÉBRIER, *pers. com.*). The Montera Formation was defined by OLSON (1932) and was assigned an early Miocene age on the basis of its molluscan fauna. This age was corroborated by studies of molluscs and foraminifers (CALDAS *et al.*, 1980). No invertebrate determinations were done during the present study ; however, the assignment of the " Cerro Chocan " sirenian specimens to the Calvert Formation species *Metaxytherium calvertense* favors a correlation of the Peruvian and North American depo-

sits. In his original description of *M. calvertense*, KELLOGG (1966) gave a Middle Miocene age to the Calvert Formation ; however, GIBSON (1983*a*, 1983*b*) assigned to the formation a Langhian age (planktonic foraminiferal zones N.8 and N.9), i.e., latest Early Miocene to earliest Middle Miocene. Most of the sirenians described by KELLOGG (1966) came from units 11 and 12 in the Plum Point Member of the Calvert Formation, which, according to GIBSON (1983*b*), belong to the lower part of planktonic foraminiferal zone N.9 (i.e., earliest Middle Miocene). However, other specimens have been collected from unit 10 (equivalent to zone N.8 ; latest Early Miocene). In assigning to the Montera Formation an Early to Middle Miocene age we merely want to indicate that the presence of *Metaxytherium calvertense* is a possible indication of Middle Miocene beds in the formation. But it is also possible that *M. calvertense* ranges down into the Lower Miocene in Peru as it evidently does in the USA. Further paleontological and micropaleontological studies are needed to corroborate the actual presence of Middle Miocene beds in the Montera Formation.

B — SYSTEMATICS

Class MAMMALIA Linnaeus, 1758

Order SIRENIA Illiger, 1811

Family DUGONGIDAE Gray, 1821

Subfamily HALITHERIINAE (Carus, 1868) Abel, 1913

Genus **METAXYTHERIUM** de Christol, 1840

Metaxytherium calvertense Kellogg, 1966

Metaxytherium calvertense Kellogg, 1966 : 71.

HOLOTYPE : USNM 16757, skull and partial skeleton of an immature individual, from the Plum Point Member of the Calvert Formation, Maryland, USA.

PREVIOUSLY REFERRED SPECIMENS : Specimens from the Plum Point Member of the Calvert Formation, Maryland, listed by KELLOGG (1966 : 71). The specimens from Florida referred to this species by REINHART (1976 : 198, 221) probably pertain instead to *M. floridanum* Hay (DOMNING, in preparation).

NEWLY REFERRED SPECIMENS : MNHN PRU 7, the anterior half of a skull with an associated mandible and an anterior thoracic vertebra ; MNHN PRU 8, the posterior half of a skull. Both from the Montera Formation, Department of Piura, Peru.

HORIZON AND AGE : Early to Middle Miocene (planktonic foraminiferal zones N.8 to N.9) of Maryland ; Early or Middle Miocene of Peru.

Description (tabl. I-II, fig. 2-13)

Premaxilla : MNHN PRU 7 bears an alveolus for a small tusk, 20e × 11 mm in diameter, which extends much less than half the length of the symphysis and which creates a slight bulge in the lateral surface of the premaxilla. The anterior surface of the symphysis is gently convex posteriorly. The incisive foramen widens shallows anteriorly ; its front end is not sharply defined. The nasopalatine canal is somewhat flattened dorsoventrally. The masticating surface of the rostrum is trapezoidal in outline. The portion of the nasal process in contact with the jugal, lacrimal, and frontal extends slightly more than half the length of the mesorostral fossa. A small bulge on the medial side of premaxilla constricts the anterior end of the fossa only very slightly. The rostral deflection is about 53°.

Nasal : In MNHN PRU 7, large, thick, and massive, set in a socket in the anterior margin of the frontal ; not in contact with its fellow on the opposite side. Its dorsal exposure is about 20 mm long and 13 mm wide, roughly rectangular but slightly narrower posteriorly.

Ethmoidal region : This region could not be prepared in MNHN PRU 7 because of the poor preservation of this specimen. The width of the nasal cavity between the nasal bones is 23 mm.

Vomer : Not preserved.

Lacrimal : Not preserved.

Frontal : The supraorbital process is blunt and knoblike with little development of a posterolateral corner. A small bump (orbicular apophysis) is present on the lateral surface abaft the supraorbital process on the right side of MNHN PRU 8. The internasal processes are dorsally flat, not upturned ; their anterior border is thin, flat, sharp, and straight. The median incisure does not extend abaft the nasals. The frontal roof is also flat ; its edges do not overhang significantly. The anterior extremity of frontoparietal suture lies about 3 cm behind the nasals. A lamina orbitalis is not present or not preserved forward of the supraorbital process.

Parietal : In MNHN PRU 8 the cranial vault is more or less trapezoidal anteriorly, with thick, rounded, lyriform temporal crests separated by a median depression about 2 cm wide, divided anteriorly into two shallow grooves which excavate the dorsal face of anterior processes of the parietals. Although the cranial vault of MNHN PRU 7 is incomplete, the preserved part of the right parietal indicates the same condition with apparently slightly more pronounced relief. The roof is indented posterolaterally by the squamosals. Internally, the bony falx was distinct as far forward as the frontoparietal suture (as indicated by its impression on the natural endocast), but is not well preserved. The internal occipital protuberance and tentorium are distinct ; the transverse sulcus is relatively shallow but with deep lateral pits. No emissary foramen penetrates the parietal roof.

Supraoccipital : In MNHN PRU 8, forms an angle of 104° with the after part of the parietals. The external occipital protuberance projects above the parietal roof ; a broad and rounded median ridge extends downward from it. The semispinalis insertions are concave oval rugosities with weakly defined edges ; they extend less than halfway to the ventral border of the supraoccipital. The nuchal crest is distinct all the way to the squamosal sutures.

Exoccipital : In MNHN PRU 8, the exoccipitals are separated in the midline but are very close to each other ; the foramen magnum has an acute dorsal peak which reaches the supraoccipital. The dorsolateral border of the exoccipital is rounded and 14 mm thick. The supracondylar fossa is fairly deep and wide. The condylar foramen is single. The occipital condyle extends lower than the paroccipital (or, more appropriately, paramastoid ; BURNS and FAY, 1970 : 375) process, and its articular surface subtends an arc of about 120°.

TABLE I. — Skull measurements of *Metaxytherium calvertense* from the Montera Formation of Peru (in mm). Letters in parentheses correspond to measurements used by DOMNING (1978 : tab. 2, fig. 6).

	MNHN PRU 7	MNHN PRU 8
Height of jugal below orbit (ab)	56e	...
Length of premaxillary symphysis (AH)	134+	...
Zygomatic breadth (CC')	...	215e
Breadth across exoccipitals (cc')	...	156
Top of supraoccipital to ventral sides of occipital condyles (de)	...	123
Length of frontal, level of tips of supraorbital processes to frontoparietal suture (F)	135e	...
Length of interfrontal suture	77e	...
Breadht across supraorbital processes (FF')	146	...
Breadth across occipital condyles (ff')	...	115
Breadth of cranium at frontoparietal suture (GG')	79	81
Width of foramen magnum (gg')	...	53
Length of mesorostral fossa (HI)	145	...
Height of foramen magnum (hi)	...	43
Width of mesorostral fossa (JJ')	60	...
Maximum height of rostrum (KL)	69	...
Posterior breadth of rostral masticating surface (MM')	80e	...
Length of zygomatic process of squamosal (OP)	...	146e
Anterior tip of zygomatic process to rear edge of squamosal below mastoid foramen (OT)	...	184e
Length of parietals, frontoparietal suture to rear of external occipital protuberance (P)	...	93
Anteroposterior length of root of zygomatic process of squamosal (QR)	...	59
Length of cranial portion of squamosal (ST)	...	110e
Breadth across sigmoid ridges of squamosals (ss')	...	198
Dorsoventral thickness of zygomatic-orbital bridge (T)	14	...
Anterior breadth of rostral masticating surface (tt')	44	...
Height of posterior part of cranial portion of squamosal (UV)	...	105
Dorsoventral breadth of zygomatic process of squamosal (WX)	...	53
Maximum breadth of parietal	...	72
Thickness of parietal in anterior midline	19e	...
Width of supraoccipital	...	88
Height of supraoccipital	...	58

e = Estimated.

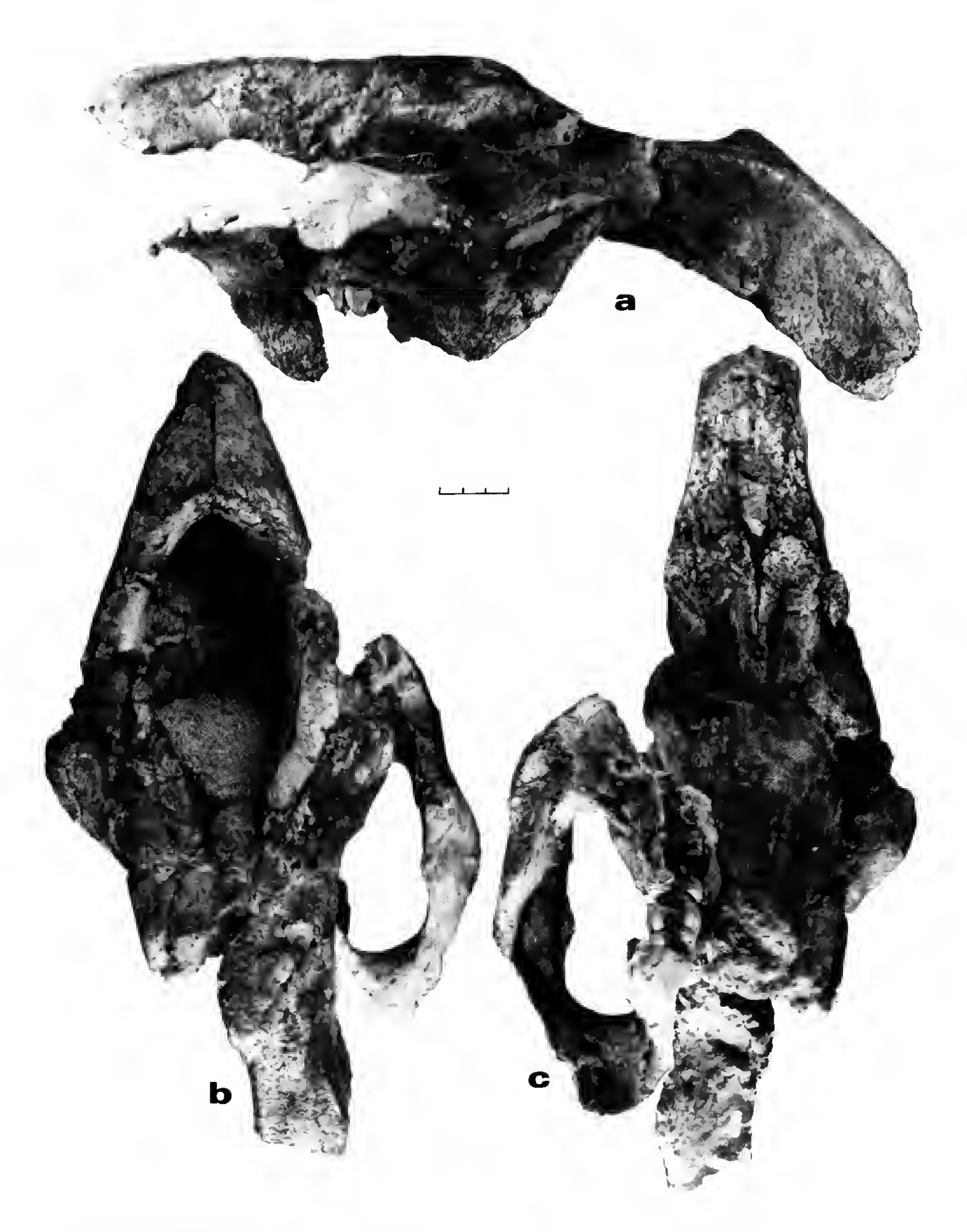


Fig. 2. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 7, partial skull : a, lateral view ; b, dorsal view ; c, ventral view. Scale = 30 mm.



Fig. 3. — Detail of figure 2 b, retouched to show the relationships of the premaxillaries, nasals and frontals of MNHN PRU 7. Scale = 20 mm.

Basioccipital : In MNHN PRU 8, completely fused with the adjacent bones. It bears a pair of rugosities, indistinctly separated, for the longus capitis muscles.

Basisphenoid : In MNHN PRU 8, the sella turcica is shallow, and the region of the tuberculum sellae is nearly flat.

Presphenoid : In MNHN PRU 8, no elevated shelf (orbitosphenoidal crest) overhangs the chiasmatic grooves.

Orbitosphenoid : The optic foramen lies at the level of the dorsal side of the sphenorbital foramen in both specimens.

Alisphenoid : The lateral side of the pterygoid process is smooth, with little or no sculpture. There appears to be no pronounced convexity anterior to the zygomatic root.

Pterygoid : In MNHN PRU 8, the pterygoid fossa is broad and well-developed ; its lateral and medial edges converge dorsally but do not a well-defined intersection.

Palatine : Not preserved.

Maxilla : In MNHN PRU 7, the edges of the palatal surface are lyriform. The palatal gutter appears to have been deep, with rounded edges. The palatal and rostral surfaces meet in a smooth curve. The zygomatic-orbital bridge is elevated between 1.0 and 1.5 cm above the alveolar margin.

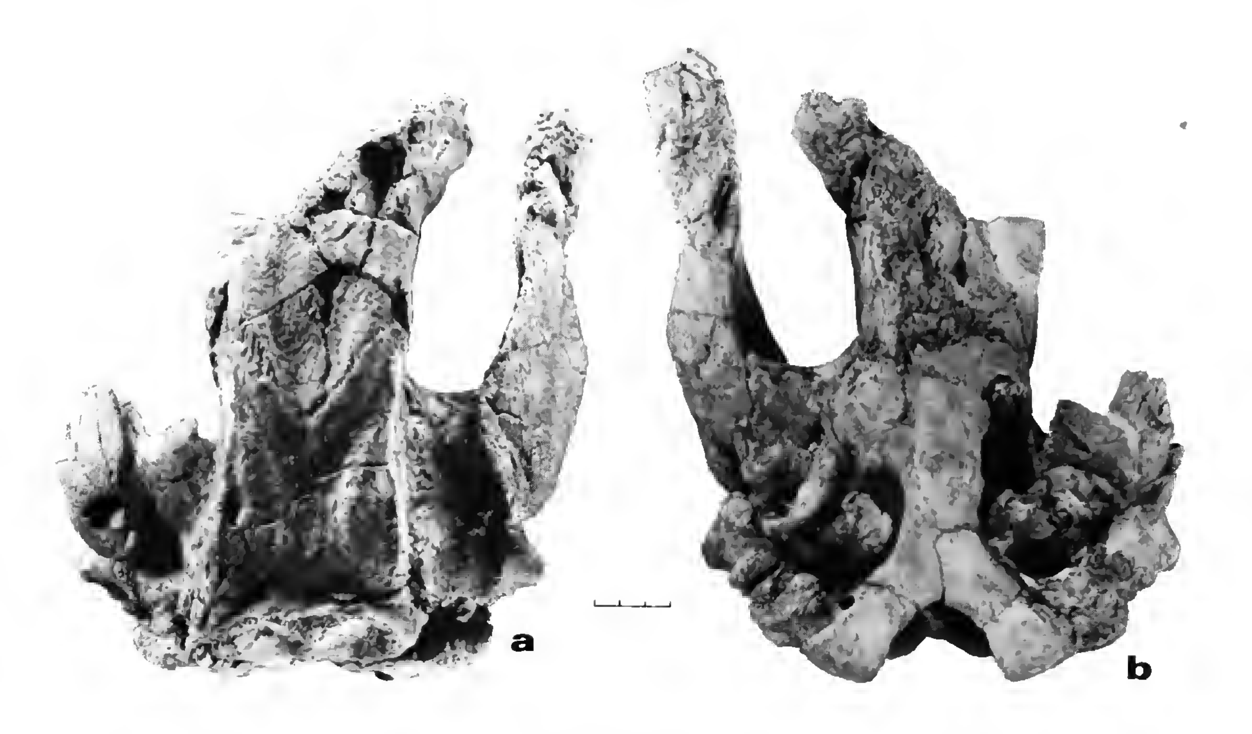


FIG. 4. — *Meraxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 8, partial skull : a, dorsal view ; b, ventral view. Scale = 30 mm.

Squamosal : In MNHN PRU 8, dorsally in contact with the squared posterior part of the parietal roof. The sigmoid ridge is prominent but gently curved ; its dorsal shoulder is not strongly bent. The mastoid indentation is deep. The surface of the cranial portion dorsal to the zygomatic root is not inflated or bulging. The postglenoid process and postarticular fossa are distinct and well-developed ; the temporal condyle is irregularly oval with more or less well-defined edges. The processus retroversus is medially inflected but is not turned inward ventrally to a noticeable degree ; it does, however, have distinct dorsal and ventral protuberances. The zygomatic process is much broader posteriorly than anteriorly, and has a convex posterodorsal edge which is noticeably convex laterad. The lateral edge of its anterior tip is sharper than the medial. The impression of the zygomatic process of the jugal extends to just abaft the front edge of the temporal condyle.

Jugal : In MNHN PRU 7, the ventralmost point lies beneath the rear edge of the orbit. The ventral tip is thick ; the border behind it is irregularly thickened and bevelled. The posterior (zygomatic) process is more or less evenly tapered in outline. The ventral margin of the orbit does not overhang.

Ear Region : Well preserved but only partly exposed in MNHN PRU 8 ; does not appear to differ from those of other *Metaxytherium.*

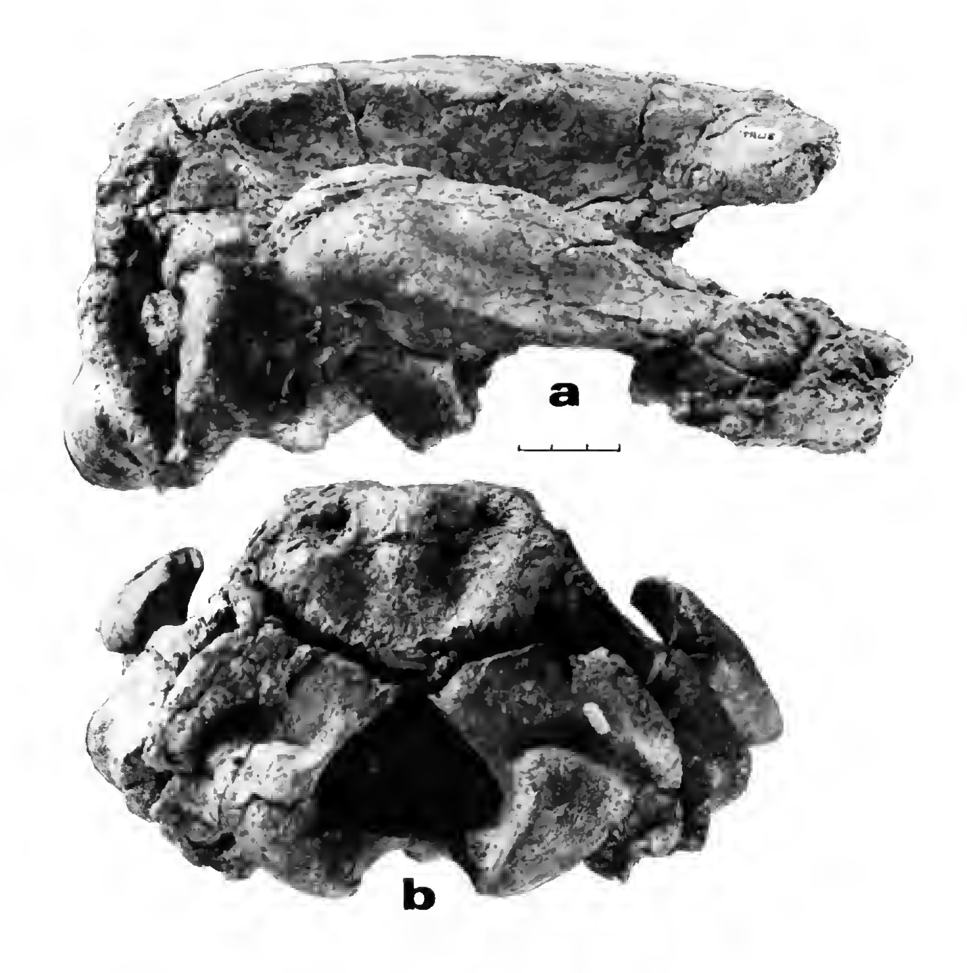


Fig. 5. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 8, partial skull : a, lateral view ; b, posterior view. Scale = 30 mm.

Mandible : In MNHN PRU 7 (fig. 7) the mandibular notch is deep. The coronoid process is well-developed and projects well forward, and has a sharp, backward-pointing tip. The coronoid arch has a fairly sharp ventral edge but no pronounced medial bulge. The dental capsule contains the unerupted M_3. The surface lateral to the molars slopes steeply. The horizontal ramus was at least 65 mm deep, and seems to have been fairly short. The posteroventral surface of the symphysis is concave ; its anteroventral surface is bilaterally convex with a deep furrow between the convexities. The symphyseal suture is fused but clearly evident. The symphysis is about 80 mm long anteroposteriorly.

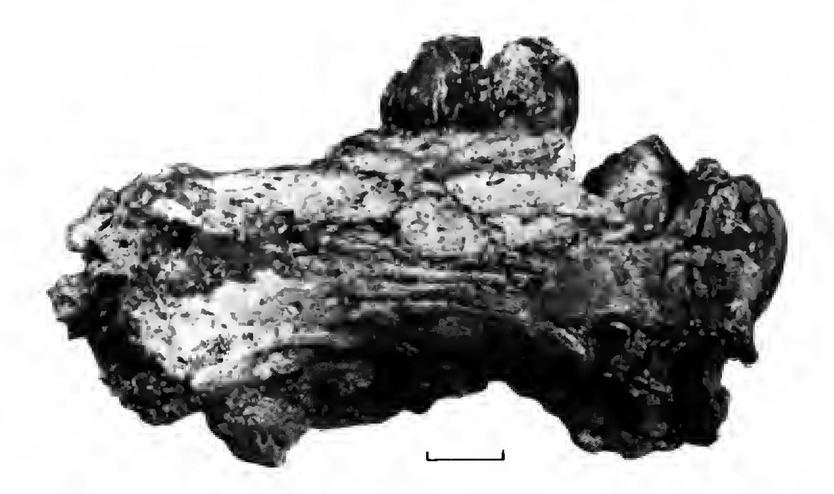


FIG. 6. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 8, portion of right maxilla bearing M^2 and unerupted M^3 in lateral view. Scale = 10 mm.

a

b

FIG. 7. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 7 : a, anterior view of the symphysis ; b, medial view of the right hemimandible with M_{1-2} and unerupted M_3. Scale = 20 mm.

Dentition

The unerupted right ?M^3 is preserved in the skull of MNHN PRU 7, preceded by the alveoli for at least three other molariform teeth. The same specimen includes the right mandible with M_{1-2} and unerupted M_3 ; these are preceded by the two alveoli of DP_5 and a degenerate alveolus for DP_4. The right M^2 and unerupted M^3 are preserved in a fragment of the right maxilla of MNHN PRU 8.

M^2 : In MNHN PRU 8 (figs 6, 8), slightly worn. The anterior cingulum is preserved in its labial part. The tricuspate protoloph is straight. The transverse valley is blocked by a small labial cuspule. The metaconule lies between and slightly in front of the metacone and hypocone. A posterior cingular cusp forms a thick ridge attached lingually to the hypocone.

M^3 : In MNHN PRU 7 (fig. 10), unerupted. The anterior cingulum is a thick, undivided ridge, diminishing in heigth labially. The tricuspate protoloph is straight ; the protocone is anteroposteriorly elongated and bilobate (or partly fused with a cingular cusp) ; the paracone is likewise elongated, with a thick posterior spur. The metaconule partly blocks the transverse valley. The metacone is well developed. The remainder of the tooth is missing. In MNHN PRU 8 (figs 6, 9), also unerupted. Identical to that of MNHN PRU 7 insofar as the latter is preserved. The three posterior cusps are large and distinct and form an almost equilateral triangle. There are two large posterior cingular cuspules, of which the lingual is the larger.




Fig. 8. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 8, stereophotographs of right M^2 in occlusal view ; × 1,5.

TABLE II. — Dental measurements of *Metaxytherium calvertense* from the Montera Formation of Peru (in mm). L = crown length ; AW = anterior width ; PW = posterior width.

		MNHN PRU 7	MNHN PRU 8
Right M^2 :	L	...	26.3e
	AW	...	...
	PW	...	20.8
Right M^3 :	L	...	29.1
	AW	21.0	24.0e
	PW	17.9	20.6
Right DP_5 :	length of alveolus	16	...
	anterior width of alveolus	7	...
	posterior width of alveolus	10	...
Right M_1 :	L	17.3	...
	AW	14.4	...
	PW	15.5	...
Right M_2 :	L	23.3e	...
	AW	15.7	...
	PW	17.5	...
Right M_3 :	L	28e	...
	AW	22e	...
	PW	21.5e	...
Right M_{1-2}, combined length		41.6	...

e = Estimated.

M_1 : In MNHN PRU 7 (fig. 11), heavily worn. Its cusp pattern does not differ from that of M_2.

M_2 : In MHNH PRU 7 (fig. 11), moderately worn. The obliquely placed protolophid is preceded on the labial side by a low cingulum. Both ends of the protolophid are curved backward in descending ridges. The transverse valley is blocked by a crista obliqua, which joins the center of the protolophid. The hypolophid is likewise oblique ; the entoconid has a posteriorly descending ridge like the metaconid ; and the hypoconid is large and bulbous. The hypoconulid is rather small and Y-shaped, formed by two small cusps joined to the middle of the hypolophid by a thin, straight ridge.

M_3 : In MNHN PRU 7 (fig. 12), unerupted. Behind the crescentic protolophid, and labial to but independent of the metaconid, lies a large accessory cuspule. A large postero-lingual spur of the protoconid touches a distinct cuspule which represents the crista obliqua and blocks the transverse valley. This cuspule is in contact with the hypoconid but is also joined to the entoconid by a ridge. There is a single large hypoconulid cusp, not joined to the hypolophid by any median ridge.

Anterior thoracic vertebra : In MNHN PRU 7 (fig. 13), lacks the neural spine and the left transverse process. The arch is fused to the centrum. The centrum is 26 mm high

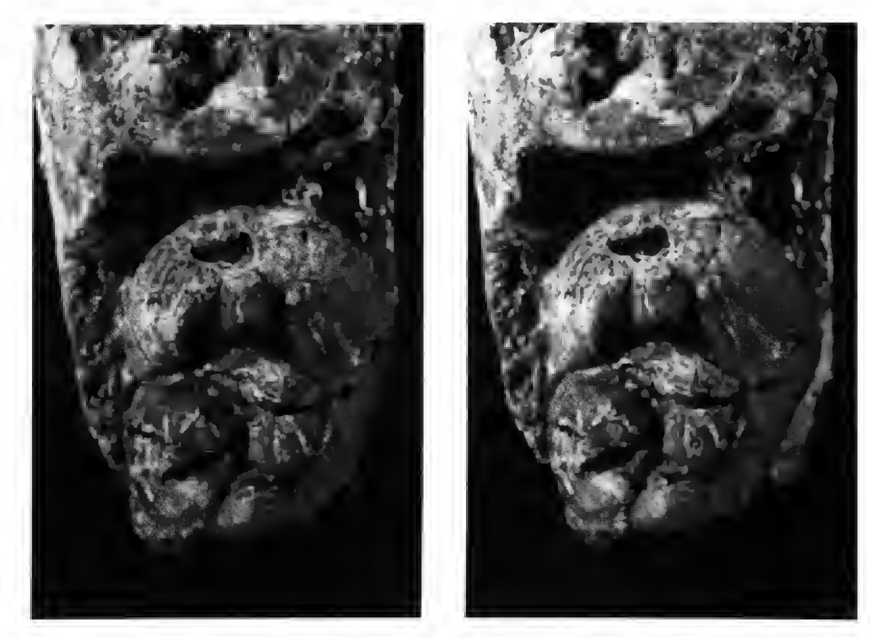


FIG. 9. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 8, stereophotographs of unerupted right M^3 in occlusal view ; × 1,5.



FIG. 10. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 7, stereophotographs of unerupted left M^3 in occlusal view ; × 1,5.

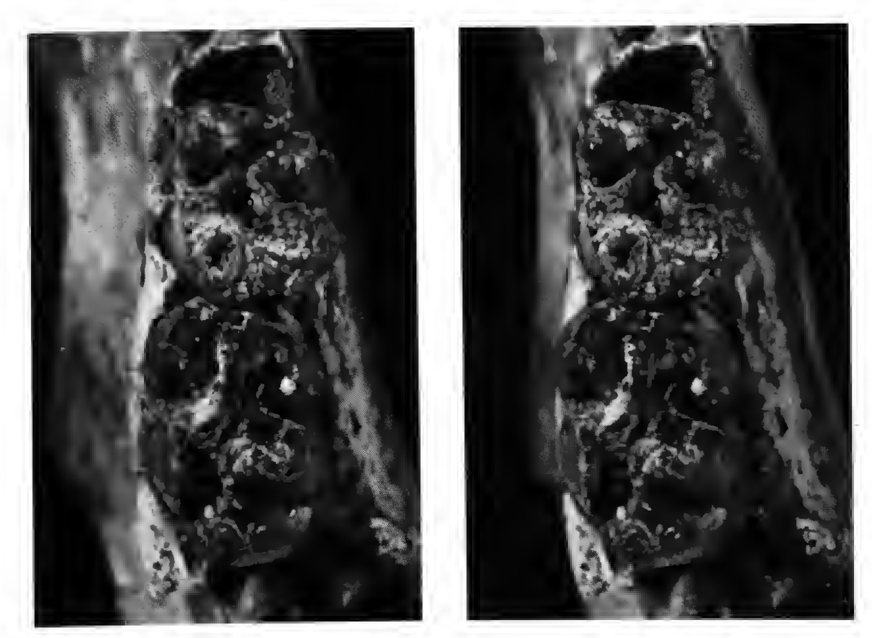


FIG. 11. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 7, stereophotographs of right M_{1-2} in occlusal view ; × 1,5.

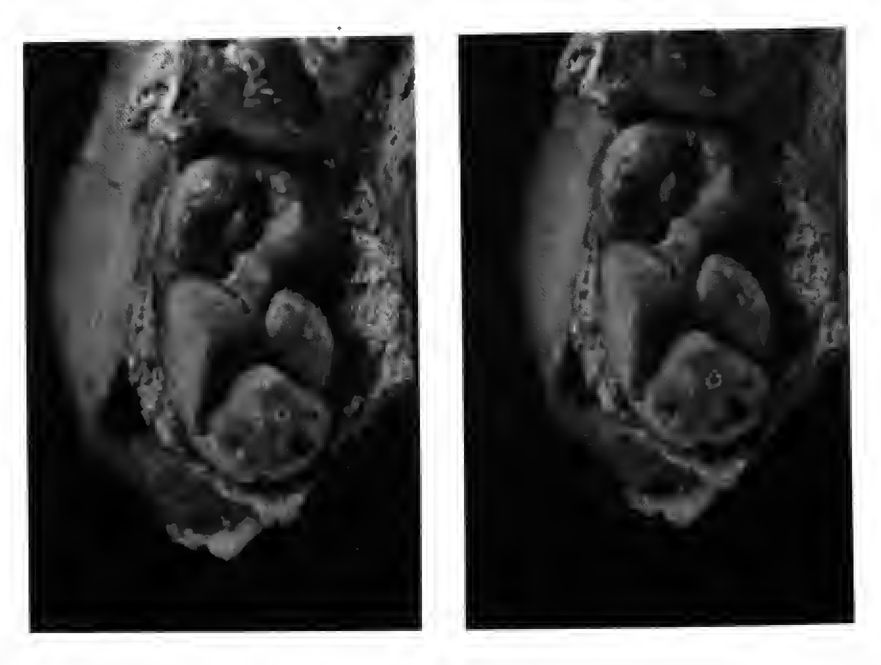


FIG. 12. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 7, stereophotographs of unerupted right M_3 in occlusal view ; × 1,5.

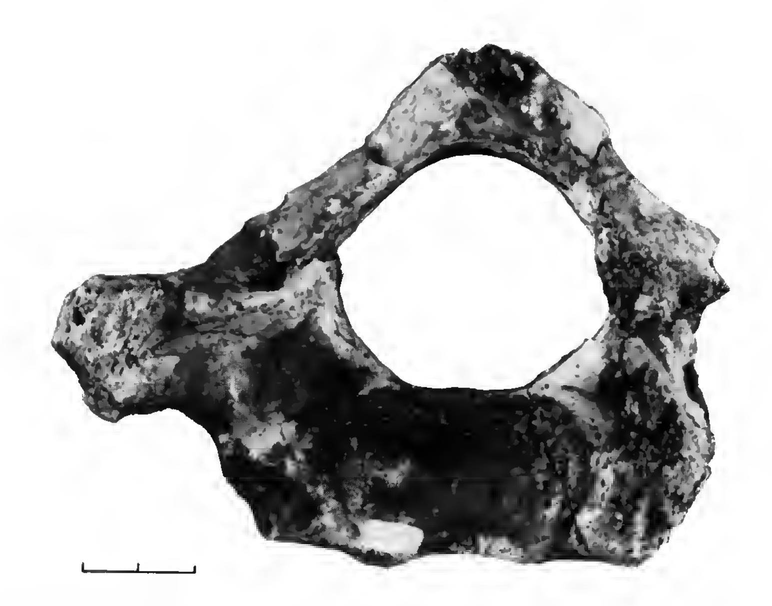


FIG. 13. — *Metaxytherium calvertense* Kellogg, 1966. MNHN PRU 7, anterior view of anterior thoracic vertebra. Scale = 20 mm.

and 21,6 mm thick anteroposteriorly in the midline. The articular surfaces are 48,5 mm wide anteriorly and 47 mm posteriorly. The neural canal is broadly oval, 39,8 mm high and 45,4 mm wide. Anterior and posterior demifacets are present. The transverse process is thick and stout.

RELATIONSHIPS

Dusisiren Domning, 1978, is the only *Metaxytherium*-like form hitherto known from the Pacific basin. Its earliest representative, *D. reinharti* Domning, 1978, from the early Middle Miocene of Baja California, Mexico, is known only from an incomplete juvenile skeleton which shows no clear differences from Maryland *Metaxytherium calvertense* or the Peruvian form except for its (presumed) larger adult size. It seems even to have retained small tusks. « *Dusisiren* Species B » (DOMNING, 1978) from the Middle Miocene of California is slightly more advanced than *D. reinharti* in having a distinctly flanged exoccipital border. It differs further from the Peruvian sirenians in its slightly larger size and simple uninflected processus retroversus. *D. jordani* (Kellogg, 1925), the Californian Late Miocene type species of the genus, differs even more from *Metaxytherium* in such features as still larger size, lesser rostral deflection, lack of tusks, loss of the supracondylar fossa, lack of laterad convexity of the posterodorsal edge of the zygomatic process, location of the metaconule anterior to (or fused with) the hypocone, and lack of a crista obliqua on the lower molars.

The Peruvian specimens much more closely resemble contemporary species from the Caribbean and western Atlantic region, particularly *Metaxytherium calvertense* Kellogg,

1966, from the Early to Middle Miocene Plum Point Member of the Calvert Formation in Maryland (correlated with planktonic foraminiferal zones N.8 to N.9 ; Gibson, 1983*a*, 1983*b*). Both Peruvian skulls are slightly larger in most dimensions than the holotype (USNM 16757), which was a slightly younger individual. In virtually all morphological details, however, including those of the mandible, they are identical with *M. calvertense.* The most obvious differences are in the supraorbital processes, which are more reduced in the Peruvian form, and the ventral processes of the jugals, which are more posteriorly located in the Peruvian sirenian. However, such differences are within the range of individual variation seen in other species such as *M. floridanum.* In view of their similar geological ages, there is no basis for considering the Peruvian and Maryland species to be other than conspecific.

A closely related if not identical form is *Hesperosiren crataegensis* Simpson, 1932, from deposits in northern Florida now assigned to the Early Miocene (Hemingfordian ; planktonic foraminiferal zones N.6 and N.7) Dogtown Member of the Torreya Formation (Hunter and Huddlestun, 1982). The holotype skull (AMNH 26838), though badly crushed, matches the Peruvian sirenians closely in morphology. Like USNM 16757, it is somewhat smaller than the Peruvian specimens, but apparently represents an adult because what appears to be the M^3 is fully erupted and in wear. If it had any tusks at all, they must have been smaller than those of the Peruvian sirenian. Its supraorbital processes are intermediate in form between the Peruvian and Maryland specimens. Its prominent frontal boss is only slightly larger than those occurring as individual variations in other *Metaxytherium* and *Dusisiren* specimens. The shape of its jugal is like that of the Maryland sirenian. *Hesperosiren* is certainly not generically distinct from *Metaxytherium*, and " *H.* " *crataegensis* and *M. calvertense* are almost surely synonyms.

Metaxytherium riveroi Varona, 1972, is based on a partial juvenile skeleton, including the frontonasal region, mandible, and most of the cheek teeth, from the Middle Miocene of Cuba. Its only point of contrast with the above specimens of *Metaxytherium* is its much larger nasals, but even these lie within the plausible range of intraspecific variation. This species should probably be synonymized with one or both of the latter two above.

Metaxytherium ortegense Kellog, 1966, from the Miocene of Colombia is known only from a maxilla with M^{1-3}. It has the same cusp pattern common to all *Metaxytherium*, but unusually thick enamel, which is not seen in the Peruvian material.

Metaxytherium floridanum Hay, 1922 (= *M. ossivallense* [Simpson, 1932]), from the lower Bone Valley Formation of Florida, is from beds of Clarendonian (Middle to Late Miocene) age (Webb and Crissinger, 1983). It is now represented by several well-preserved skulls under study by Domning. Almost the only difference between it on the one hand and *M. calvertense* and the Peruvian sirenian on the other is its greater rostral deflection (63°-71°) and correspondingly deeper mandible. It is probably the direct descendant of *M. calvertense.*

Metaxytherium krahuletzi Depéret, 1895, from the Early Miocene (Eggenburgian) of Austria is the earliest and most primitive species of *Metaxytherium* recognized in the Old World, and is probably ancestral to all the later Old World *Metaxytherium* (Domning and Thomas, *in press*). It is also very similar, and possibly ancestral, to the New World species. No complete skull of *M. krahuletzi* has been described, however, and it is unclear to what extent, if any, it differs from the American species. The nasals may have been in

contact in the midline in at least some specimens, and the ventral process of the jugal lies beneath the rear edge of the orbit (both primitive characters). The zygomatic process of the squamosal is narrow dorsoventrally and has a markedly concave posterodorsal outline ; this derived feature is common in *M. floridanum* but not seen in the few known specimens of *M. calvertense* or " *H.* " *crataegensis*. The teeth of *M. krahuletzi* are generally, but not always, somewhat larger than those of the latter two. On the whole, there are insufficient data to warrant applying the name *M. krahuletzi* to any known New World specimen.

In summary, the Peruvian Miocene specimens certainly represent *Metaxytherium* (= *Hesperosiren*), and are most similar to the nominal species *M. calvertense* and " *H* " *crataegensis* from the southeastern United States. Pending further corroboration of the probable synonymy of these species, the Peruvian sirenians are most prudently referred to *M. calvertense*.

II. THE SACACO SPECIMEN (LOWER PLIOCENE)

A — Geological setting and age

The only other sirenian specimen from the southeastern Pacific is an isolated rib from the Early Pliocene portion of the Pisco Formation in the Sacaco area, about 544 km south of Lima on the Peruvian coast. Although thousands of vertebrate fossil have been found in the Pisco Formation, it is the only evidence of a sirenian known from these deposits to date.

The Pisco Formation in the Sacaco area consists of tuffaceous sandstones, siltstones, and shelly sandstones and includes five vertebrate levels (three in the Late Miocene and two in the Early Pliocene) which have been defined by de Muizon and DeVries (*in press*). The rib came from beds of fine sandstone located between the Lower Pliocene vertebrate levels SAO and SAS (see de Muizon and DeVries, *in press*, fig. 3) and can be assigned an age of approximately 4 M.Y. These beds are very poor in vertebrate remains but have yielded some fragments of whale bones, shark teeth (*Carcharodon carcharias* and *Carcharinus* sp.), and a single teleostean vertebra. The occurrence of fragments of brachiopod shells (*Discinisca*) and the abrasion of gastropod shells, whale bones, and the sirenian rib indicate a fairly energetic depositional environment and possibly some transportation for the sirenian rib.

B — Systematics

Class MAMMALIA Linnaeus, 1758

Order SIRENIA Illiger, 1811

Family Dugongidae Gray, 1821

Genus and species new ; unnamed

Material : One single isolated left rib ; as stated below this specimen cannot be referred to any known sirenian genus. Consequently, the Pisco rib should probably be referred to a new form, but considering the inadequacy of the material, no formal designation is proposed here.

Age : Lower Pliocene (Ca. 4 M.Y.).

Geographical and geological setting : Southern coast of Peru ; Pisco Formation in the Sacaco area.

Description

MNHN PPI 110 (fig. 14) is an isolated left rib, probably from the middle or posterior part of the thorax. It was broken in several pieces during its extraction, and this allowed the observation of a typically sirenian bone density (osteosclerosis) : most of the shaft consists entirely of dense bone, although as in other sirenians the extremities of the bone show a cancellous structure. The capitulum is missing ; as preserved, the rib has an overall straight-line length of 260 mm. The neck is flattened in a plane inclined from anterodorsal to posteroventral. There is no distinct tubercular articular facet ; rather, in the tubercular region the rib is thickened dorsoventrally to 17 mm and bears on its posterior side a gently convex, slightly rugose (abraded) surface, possibly an articulation, facing posteromediad. The shaft, though slender by sirenian standards (similar to the most slender ribs of *Dugong*), is still robust, measuring 21 × 11 mm in diameter near its middle. It is thicker in the anterior part of its cross section, and thins along its posterior edge, which shows several gentle undulations (in lateral or medial view). However, the posterior edge does not exhibit a single pronounced expansion proximal to the middle of the shaft such as receives an insertion of the iliocostalis thoracis muscle in many *Dugong*. The Pisco rib also has no distinct angle. Distally it tapers gradually, but is slightly thickened again at its distal end. The rib as a whole is curved in almost a single plane.

Relationships

This bone resembles other sirenian ribs in its dense structure and thick cross section. However, it differs from typical dugongid ribs (such as those of *Dugong* and

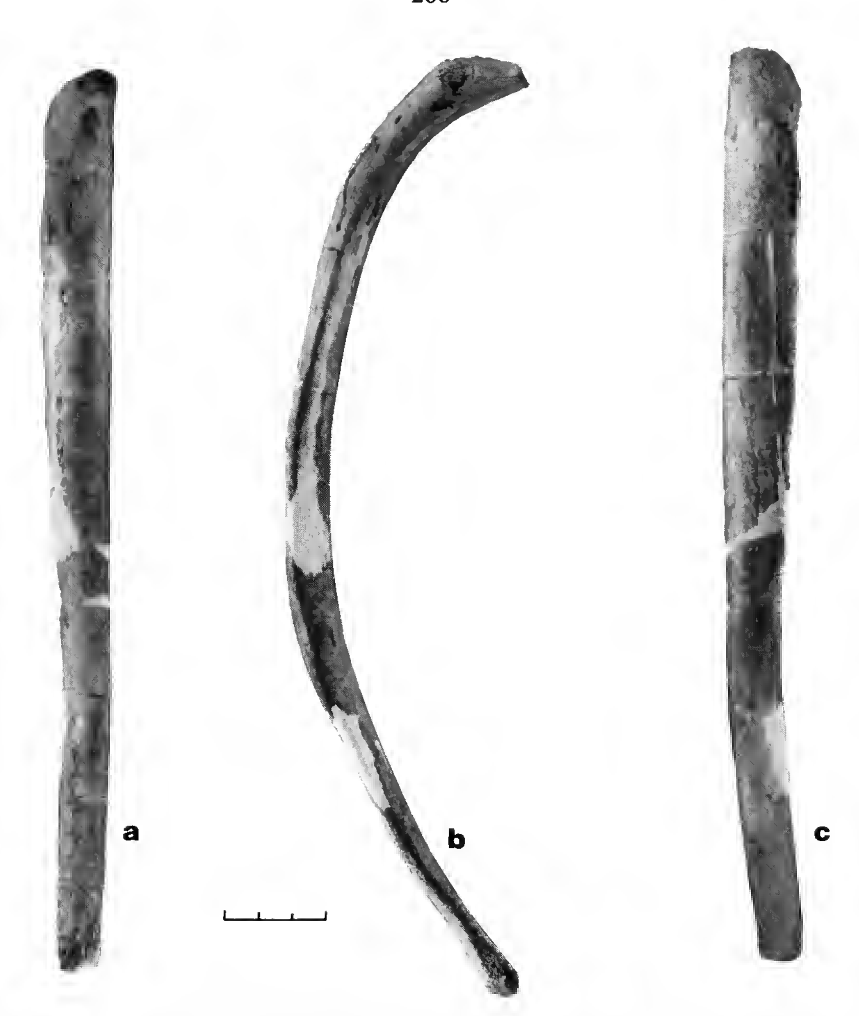


FIG. 14. — Sirenia new, unnamed, MNHN PPI 110. left rib : a, medial view ; b, posterior view ; c, lateral view. Scale = 30 mm.

Metaxytherium) in several respects. In the latter forms, a small but distinct tuberculum is always present (though it could conceivably have been abraded off of the Pisco rib). The posterior convexity in the tubercular region is usually less prominent than here, and a distinct depression is usually found lateral to the tuberculum. The neck of a corresponding rib is usually flattened in a horizontal plane, not an inclined one. The shaft usually has a distinctive and graceful three-dimensional curvature, with the proximal and distal ends noticeably swept forward and backward, respectively. The distal end as a rule is markedly and abruptly tapered, not expanded. However, some *Dugong* ribs match MNHN PPI 110 in the latter three features, and are also quite similar to the Pisco rib in slenderness and degree of flattening and curvature of the shaft, as well as in overall size. Ribs of *Metaxytherium,*

Halitherium, and other dugongids are thicker and in general less similar to the Pisco rib than those of *Dugong*, while manatees (*Trichechus inunguis* and, especially, the very broad-ribbed *T. manatus*) differ even more from the Peruvian specimen.

On the whole this specimen resembles ribs of dugongids (especially *Dugong*) much more than those of any other forms we have examined, but its peculiarities prevent us from assigning it to any known genus. It is additionally remarkable in that it is the only evidence of the order in the otherwise rich and diverse Pisco marine vertebrate fauna, and in its temporal and geographic isolation from other known sirenians. It is much later than the Peruvian *Metaxytherium* described above, and it was separated by vast distances from its contemporary *Hydrodamalis* in the North Pacific and from the ancestors of *Dugong* in the West Pacific. The only sirenians known to have survived into the Pliocene in South America or the Caribbean are trichechids, and, while the presence of Pliocene manatees on the coast of Peru would not be unlikely, given the former Pacific connection of the Amazon basin (Domning, 1982), the Pisco rib does not resemble that of a modern manatee. Therefore its identity remains, for the present, an unsolved puzzle.

III. BIOGEOGRAPHIC AND PHYLOGENETIC IMPLICATIONS

The discovery on the Pacific coast of Peru of Miocene *Metaxytherium* identical to those of the West Atlantic and Caribbean corroborates several assumptions made previously by Domning (1977, 1978) and by de Muizon (1984) and de Muizon and DeVries (*in press*).

First, it shows that a given sirenian species may be expected to have a wide geographic range, occurring throughout any contiguous area of habitat physically available to it (i.e., an area not subdivided by land, deep-water, climatic, or other ecological barriers). The Central American Seaway, open during the Miocene, permitted *M. calvertense* to range throughout the continuous zone of warm, shallow marine waters extending from Maryland to Peru. It may also be expected to occur on the Caribbean and Atlantic coasts of South America. Indeed, a tooth of *Metaxytherium* sp. indet. has been reported from the Middle Miocene of Argentina by Reinhart, 1976 (for the age see also de Muizon and Bond, 1982). Such a range is comparable in extent to that of the living West Indian manatee (*Trichechus manatus* L.), which until recently was prevented by the Central American isthmus from reaching the Pacific but which has now passed that barrier via the Panama Canal (G. G. Montgomery, *pers. comm.*, May 1984 ; see also Montgomery *et al.*, 1982).

Second, the Peruvian sirenians lend indirect support to the assumption of an ecological barrier between a North Pacific and a Panamic-Caribbean-West Atlantic sirenian " province ". Domning (1977, 1978) postulated the existence of a 2 500 km zone of coastline, stretching from the Gulf of California to south of Honduras, which lacked embayments or protected shallows that could have harbored significant seagrass beds. Such a zone would presumably have hampered sirenian dispersal between the Caribbean and North Pacific. Although this stretch of coastline is now known to have included at least some small marine embayments (Durham *et al.*, 1981), Domning's hypothesis still predicts the

following : (a) the existence of a Pacific sirenian population south of the postulated barrier during at least the Early to Middle Miocene ; (b) a genetic and taxonomic discontinuity, not between Pacific and Caribbean sirenians, but between North Pacific sirenians and those which lived on the Pacific coasts of Central and South America south of the barrier ; and (c) the ancestral status of the latter population in relation to *Dusisiren*. The Peruvian sirenians fulfill all these predictions : (a) they are of Early or Middle Miocene age ; (b) they represent a West Atlantic species (*Metaxytherium calvertense*) rather than *Dusisiren* ; and (c) this species is close to *Metaxytherium krahuletzi* and therefore could possibly have given rise to *Dusisiren*.

Third, the study of the Pliocene fauna of the Pisco Formation corroborates, at least partially, the hypothesis of a northwestern Atlantic-southeastern Pacific axis of faunal exchange (see DE MUIZON, 1981, 1984, and DE MUIZON and DEVRIES, *in press*) :

(a) The phocid seal *Piscophoca pacifica* de Muizon, 1981, from the Lower Pliocene of Sud-Sacaco (Peru) is the most probable descendant of *Monotherium aberratum* Van Beneden, 1876, from the Middle and Late Miocene of Maryland. Moreover, the Early Pliocene Yorktown Formation at Lee Creek Mine, North Carolina, has yielded some remains of a small undescribed monachine phocid (under study by C. E. RAY) which are most likely congeneric (if not conspecific) with a small undescribed monachine (Monachinae I of DE MUIZON, 1981) from the Lower Pliocene of Peru.

(b) Comparisons of odontocete cetacean faunas are also significant, as at least two forms are found at both Sud-Sacaco and Lee Creek Mine : *Ninoziphius platyrostris* de Muizon, 1983*c* (a generalized ziphiid) and *Pliopontos littoralis* de Muizon, 1983*a* (a pontoporiid close to *Pontoporia*). The genus *Piscolithax* de Muizon, 1983*b*, from Sud-Sacaco is possibly present in the Lee Creek fauna but has also been recently recorded by BARNES (1984) at Cedros Island (Baja California).

(c) Otariids were present in the North Pacific during the Miocene but probably did not enter the South Pacific until late in the Pliocene. The first South American record of the modern Arctocephalinae (*Arctocephalus* [*Hydrarctos*] *lomasiensis*) was first regarded as Late Miocene-Early Pliocene in age (DE MUIZON, 1978), but recent discovery of specimens in situ indicates a Late Pliocene-Early Pleistocene age, which is in better agreement with the morphology of the species (DE MUIZON and DEVRIES, *in press*). Moreover, it is noteworthy that the odobenids, abundant in the North Pacific during the Neogene, passed into the Atlantic during the Late Miocene but never entered the South Pacific (RAY, 1977 ; REPENNING *et al.*, 1979). Phocid seals, on the other hand, colonized the southeastern Pacific probably during the Middle Miocene but are absent from the North Pacific until the Pleistocene (RAY, 1977). This segregation between Pacific phocids and otarioids during the Miocene and Pliocene reinforces the hypothesis of some sort of ecological barrier between the northeastern and southeastern Pacific, even though the particular mechanism envisioned by DOMNING (1977, 1978) as hindering dispersal of sirenians would presumably not explain the distribution patterns of pinnipeds or cetaceans.

Our inadequate knowledge of *Dusisiren reinharti* continues to be a weakness of DOMNING's scenario, wherein all the *Metaxytherium*-like dugongids found north of the proposed barrier are assigned to *Dusisiren*. Conceivably *D. reinharti* migth be more appropriately referred to *Metaxytherium*, or even synonymized with a Caribbean species. Its distinctness

was defended by DOMNING (1978 : 74) more on zoogeographic than on morphological grounds. This, however, is more a nomenclatural than a substantive problem, as it still appears that *M. calvertense* could be the sister group if not the actual ancestor of *Dusisiren*, and the phylogenetic pattern would remain essentially the same whatever the nomenclatural status of *D. reinharti*.

The cladistic relationships of these forms are not yet entirely clear. *Halitherium christolii* Fitzinger, 1842 (Late Oligocene, Austria) appears to be the " sister group " and possible ancestor of all species of *Metaxytherium* and *Dusisiren* (and perhaps other genera as well), which are united by the following derived characters : elevation of the zygomatic-orbital bridge 1 cm or more above the alveolar margin ; loss of all permanent premolars in adults, and reduction of the supraorbital process. *M. krahuletzi*, in turn, is the apparent " sister group " and possible ancestor of the other *Metaxytherium* species plus *Dusisiren* ; these latter share at least one derived character (location of the ventral process of the jugal directly below the orbit). However, beyond this lies an unresolved tritomy among (a) *Dusisiren* (represented by *D. jordani*), (b) *M. calvertense* and other (synonymous or descendant) New World *Metaxytherium*, and (c) the very similar *M. medium* (Desmarest, 1822) from the Late Miocene of Europe (ancestral to the remaining Old World *Metaxytherium* ; DOMNING and THOMAS, in prep.). In view of their geographic distributions, *Dusisiren* and *M. calvertense* are likely to be the most closely related of these three, and no characters appear to rule out derivation of the former from the latter.

Derivation of *Dusisiren* from *M. calvertense* or a similar form implies that the moderate rostral deflection, slender horizontal ramus, and moderate ventral curvature of the mandible characteristic of *Dusisiren* are secondarily derived features in this genus, even though they are primitive for the Sirenia as a whole. This conclusion permits the construction of more parsimonious cladograms (such as that described above) relating *Dusisiren* to other sirenians, because if these three (probably functionally correlated) character states are regarded as primitive and unreversed in *Dusisiren*, then at least the four character states listed in the previous paragraph must have been convergently evolved in *Dusisiren* and *Metaxytherium*.

Acknowledgements

DOMNING was supported during this study by grant no. DEB-8020275 from the U.S. National Science Foundation. DE MUIZON was supported during field work by the Institut Français d'Études Andines, Lima, Peru, and during study by the Centre National de la Recherche Scientifique and the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France. We thank F. C. WITHMORE, Jr., for graciously allowing access to the unpublished cetacean fauna from Lee Creek. We also thank C. E. RAY and F. C. WHITMORE, Jr., for critical comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

BARNES, L. G., 1984. — Fossil odontocetes (Mammalia : Cetacea) from the Almejas Formation, Isla Cedros, Mexico. *PaleoBios*, **42** : 1-46.

BURNS, J. J., & F. H. FAY, 1970. — Comparative morphology of the skull of the ribbon seal, *Histriophoca fasciata*, with remarks on systematics of Phocidae. *J. Zool.*, **161** : 363-394.

CALDAS, J., O. PALACIOS, V. PECHO, & C. VELA, 1980. — Geologia de los cuadrángulos de Bayovar, Sechura, La Redonda, Pta la Negra, Lobos de Tierra, Las Salinas y Morope.*Boln. Inst. geol. min. metal.*, Lima, **32** : 1-78.

DEPÉRET, C., 1895. — Ueber die Fauna von miocänen Wirbelthieren aus der ersten Mediterranstufe von Eggenburg. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, math.-nat. Kl., **104** (1) : 395-416.

DOMNING, D. P., 1977. — An ecological model for Late Tertiary sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *Syst. Zool.*, **25** : 352-362.

— 1978. — Sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, **118** : xi + 176.

— 1982. — Evolution of manatees : a speculative history. *J. Paleont.*, **56** : 599-619.

DOMNING, D. P., & H. THOMAS, *in press*. — *Metaxytherium serresii* (Mammalia, Sirenia) from the Lower Pliocene of Libya and France : a reevaluation of its morphology, phyletic position, and biostratigraphical and paleoecological significance. *In* : Neogene paleontology and geology of Sahabi, Libya (eds. : N. T. Boaz & A. El-Arnauti). New York, A. R. Liss.

DURHAM, J. W., S. P. APPLEGATE, & L. ESPINOSA-ARRUBARRENA, 1981. — Onshore marine Cenozoic along the southwest Pacific coast of Mexico. *Bull. geol. Soc. Am.*, **92** : 384-394.

GIBSON, T. G., 1983*a*. — Stratigraphy of Miocene through Lower Pleistocene strata of the United States Central Atlantic coastal plain. *In* : Geology and paleontology of the Lee Creek Mine, North Carolina, I. *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, **53** : 35-80.

— 1983*b*. — Key Foraminifera from Upper Oligocene to Lower Pleistocene strata of the Central Atlantic coastal Plain. *In* : Geology and paleontology of the Lee Creek Mine, North Carolina, I. *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, **53** : 355-453.

HAY, O. P., 1922. — Description of a new fossil sea cow from Florida, *Metaxytherium floridanum*. *Proc. U-S. natn. Mus.*, **61** (17) : 1-4.

HUNTER, M. E., & P. F. HUDDLESTUN, 1982. — The biostratigraphy of the Torreya Formation of Florida. *In* : Miocene of the southeastern United States (T. Scott & S. Upchurch, eds.). *Florida Bur. Geol. spec. Publs*, **25** : 211-223.

KELLOGG, R., 1925. — A new fossil sirenian from Santa Barbara County, California. *Carnegie Inst. Wash. Publs*, **348** : 57-70.

— 1966. — Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia. Part 3. New species of extinct Miocene Sirenia. *Bull. U. S. natn. Mus.*, **247** : 65-98.

MONTGOMERY, G. G., N. B. GALE, & W. P. MURDOCH., Jr., 1982. — Have manatee entered the eastern Pacific Ocean ? *Mammalia*, **46** : 257-258.

MUIZON, C. DE, 1978. — *Arctocephalus (Hydrarctos) lomasiensis* subgen. nov. et nov. sp., un nouvel Otariidae du Mio-Pliocène de Sacaco (Pérou). *Bull. Inst. fr. Étud. Andines*, **7** (3-4) : 169-188.

— 1981. — Les Vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première partie : deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco. *Trav. Inst. fr. Étud. Andines*, **22** : 1-160 ; *in* : Recherch. sur Gdes. Civilis., mém. 6, A.D.P.F., Paris.

— 1983*a*. — *Pliopontos littoralis*, un nouveau Platanistidae (Cetacea) du Pliocène de la côte péruvienne. *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, sér. II, **296** : 1101-1104.

— 1983*b*. — Un nouveau Phocoenidae (Cetacea) du Pliocène inférieur du Pérou. *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, sér. II, **296** : 1203-1206.

— 1983*c*. — Un Ziphiidae (Cetacea) nouveau du Pliocène inférieur du Pérou. *C. r. Hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, sér. II, **297** : 85-88.

— 1984. — Les Vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Deuxième partie : Les Odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco. *Trav. Inst. fr. Étud. Andines*, **25** : 1-188 ; *in* : Recherch. sur Civilis,. mém. 50, A.D.P.F., Paris.

MUIZON, C. DE, & M. BOND, 1982. — Le Phocidae miocène de la Formation Paraná (Entre Ríos, Argentine). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., C, (3-4) : 165-207.

Muizon, C. de, & T. H. DeVries, *in press*. — Geology and paleontology of Late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geol. Rdsch.*, **74** (3).

Olson, A. A., 1932. — Contribution to the Tertiary paleontology of Northern Peru. *Bull. Am. Paleont.*, **19** (68) : 3-216.

Ray, C. E., 1977. — Geography of phocid evolution. *Syst. Zool.*, **25** (4) : 391-406.

Reinhart, R. H., 1976. — Fossil sirenians and desmostylids from Florida and elsewhere. *Bull. Flo. St. Mus., biol. Sci.*, **20** (4) : 187-300.

Repenning, C. A., C. E. Ray, & D. Grigorescu, 1979. — Pinniped biogeography. *In* : Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment (J. Gray & A. J. Boucot, eds.). Corvallis, Oregon State University Press : 357-369.

Simpson, G. G., 1932. — Fossil Sirenia of Florida and the evolution of the Sirenia. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **59** : 419-503.

Varona, L. S., 1972. — Un dugongido del Mioceno de Cuba (Mammalia : Sirenia). *Mems Soc. Cienc. nat. 'La Salle'* (Caracas), **32** (91) : 5-19.

Webb, S. D., & D. B. Crissinger, 1983. — Stratigraphy and vertebrate paleontology of the central and southern phosphate districts of Florida. *Central Florida Phosphate District Field Trip Guidebook* (Geol. Soc. Amer., Southeastern Sect.) : 28-72.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 3 : 215-227.

Les traces fossiles indicateurs paléobiologiques de milieux : un exemple dans l'Ordovicien armoricain [1]

par Jacques DURAND

Résumé. — Plusieurs exemples d'analyse morphologique de traces fossiles du Grès armoricain (Ordovicien inférieur du Massif Armoricain) sont donnés pour montrer l'étroite relation existant entre le comportement des organismes et les conditions de milieu. Les caractéristiques ichnologiques des principaux types de sédimentation (épisodique et chronique) sont étudiées.

Mots-clés. — Indicateurs paléobiologiques, Traces fossiles, Grès armoricain, Ordovicien inférieur, Massif Armoricain.

Abstract. — Several examples of trace fossils from the Grès armoricain Formation (lower Ordovician of the Armorican Massif) are morphologically analysed. The organism behavior — environmental factors interrelationships are pointed out. The ichnological features of the main types deposits (storm and tidal) are studied.

Key-words. — Paleobiological guides, Trace fossils, Grès armoricain, Lower Ordovician, Armorican Massif.

J. DURAND, *Institut de Géologie, Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes cedex, et RCP 641 du CNRS « Indicateurs paléobiologiques de milieux ».*

INTRODUCTION

L'étude de l'activité biologique (Ichnologie) dans les sédiments apporte des indications fiables sur la nature des relations entre les organismes et leurs milieux de vie. Elle constitue un outil important pour l'analyse des paléoenvironnements dans lesquels sont fossilisés (*in situ*) les paléocomportements. Les informations sont obtenues à partir de :

— *l'implantation et l'intensité des structures biogéniques :* l'emplacement des niveaux bioturbés dans le sédiment, l'importance relative de la bioturbation et l'abondance plus ou moins grande des structures sédimentaires physiques sont directement liés au niveau d'énergie et à ses variations dans le paléomilieu (HOWARD, 1975, 1978) ;

— *l'analyse morphologique des traces fossiles et leurs rapports avec les structures sédimentaires :* la morphologie d'une trace est contrôlée par la morphologie et le comportement

1. Communication présentée aux Journées de la RCP 641 sur les indicateurs paléobiologiques de milieux (Institut de Paléontologie du Muséum, 26 et 27 mars 1984).

de son auteur (l'ichnopoïète) ; le comportement animal est lui-même en partie la conséquence des facteurs du milieu qui sont révélés par la nature des structures sédimentaires ;

— *la composition des assemblages de traces fossiles (ichnocoenoses) :* les associations de traces fossiles s'avèrent être de bons indicateurs d'environnement (Crimes, 1970, 1975 ; Frey, 1971 ; Fürsich, 1975 ; Frey & Seilacher, 1980...) puisqu'elles sont partiellement contrôlées par les facteurs bathymétriques (Seilacher, 1964, 1967, 1978...) ; elles déterminent des faciès particuliers (ichnofaciès) dont certains sont spécifiques du domaine marin (*Skolithos*-faciès, *Cruziana*-faciès, *Nereites*-faciès...).

Ce travail se propose de montrer, à partir d'exemples choisis dans des dépôts du Paléozoïque inférieur armoricain (Formation du Grès armoricain), comment l'analyse des structures biogéniques, associée à celle des structures physiques, permet de mettre en évidence la nature des comportements et d'apporter des informations sur les paléomilieux.

Cadre général

La Formation du Grès armoricain datée par sa microfaune (Chitinozoaires) de l'Arenig inférieur et moyen *pro parte* (Paris *& al.*, 1982) est une unité détritique terrigène à dominante arénacée regroupant des lithofaciès homolithiques et hétérolithiques arénacés ou pélitiques (quartzites massifs, alternances gréso-pélitiques et pélites pures). Sa puissance, sa relative uniformité et son extension géographique lui confèrent une place majeure dans la séquence transgressive de l'Ordovicien inférieur qui peut, dans le Massif Armoricain, ou surmonter localement les dépôts cambriens, ou former la partie basale de la série paléozoïque discordante sur le socle cadomien.

L'un des traits originaux de cette formation réside dans sa richesse en traces fossiles. La macrofaune y est, par contre, rare et peu diversifiée (Brachiopodes inarticulés, Bivalves, rares Trilobites). L'abondance des traces a permis de préciser les interrelations entre les structures sédimentaires d'origine physique et l'activité organique (Durand, 1985).

I. ANALYSE MORPHOLOGIQUE DE QUELQUES TRACES FOSSILES

Les caractéristiques (morphologie, structure...) des traces fossiles permettent de reconstituer le type de comportement dont elles résultent (*Repichnia, Cubichnia, Domichnia, Fodinichnia, Pascichnia, Fugichnia* ; cf. Seilacher, 1953, et Simpson, 1975) mais aussi parfois d'analyser les facteurs qui sont à l'origine de ces comportements. Plusieurs exemples choisis parmi l'abondante ichnofaune du Grès armoricain illustrent ces relations.

Daedalus halli Rouault (pl. I, 4)

Il s'agit d'un terrier surcreusé, généralement conique, à axe vertical. La hauteur de la structure peut atteindre plusieurs dizaines de centimètres. La forme générale du terrier résulte du déplacement latéral dans le sédiment d'un tube skolithiforme rectiligne (fig. 1).

Les stades successifs du déplacement sont fossilisés par la perturbation du matériel sédimentaire. En section horizontale, la largeur de la trace s'accroît progressivement ce qui suggère une croissance de l'organisme dans le terrier (fig. 2). Le déplacement du tube dans le sédiment n'est donc pas seulement la conséquence d'un comportement nutritionnel mais découle aussi de la nécessaire augmentation de l'espace vital de l'organisme à la suite de sa croissance. Dans certains cas une composante verticale se superpose au déplacement latéral. Elle semble due à un réajustement du terrier en réponse à des variations de position de l'interface eau-sédiment.

Daedalus halli représente un terrier d'habitation (*domichnia*) et non un ensemble de galeries de nutrition (*fodinichnia*).

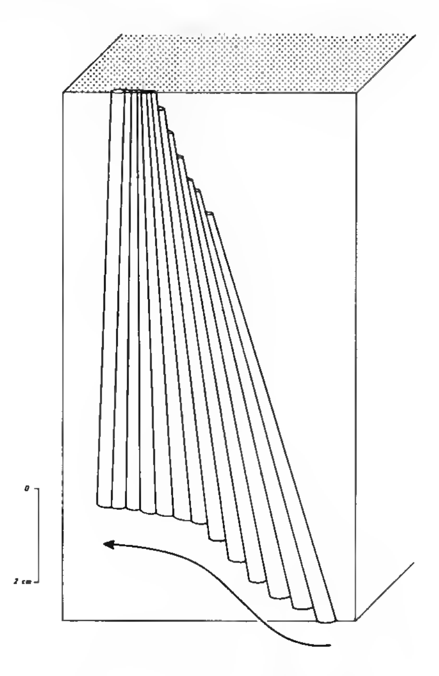


Fig. 1. — *Daedalus halli*. Reconstitution du mode de surcreusement (vue verticale). La flèche indique le sens de déplacement.

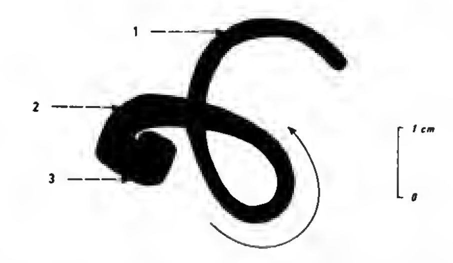


Fig. 2. — Section horizontale transverse de *Daedalus halli* (échantillon de la collection Lebesconte, Muséum de Nantes) montrant l'élargissement de la trace au fur et à mesure du surcreusement. 1 : traverses ; 2 : accroissement de la largeur des traverses ; 3 : position finale du tube.

Daedalus labechei Rouault (pl. I, 3)

Cette forme diffère de la précédente par le mode de surcreusement du terrier. L'ensemble de la structure est contenu dans un plan vertical courbe, parfois à forte sinuosité (fig. 3). La position des traverses dans le sédiment indique un déplacement latéral du tube sans réajustement vertical. En section horizontale, l'emboîtement d'arcs millimétriques traduit le déplacement du tube dans le sédiment mais, quelle que soit la longueur du déplacement, la largeur de la trace ne varie pas. Le cheminement de l'organisme dans l'espace est très irrégulier et les traces s'entrecroisent fréquemment. La progression ne semble pas résulter dans ce cas du développement de l'ichnopoïète mais plutôt de son cheminement à la recherche de nourriture. De la même manière que *Dictyodora, Daedalus labechei* possède les caractéristiques de galeries de nutrition (*fodinichnia*) construites par des limivores.

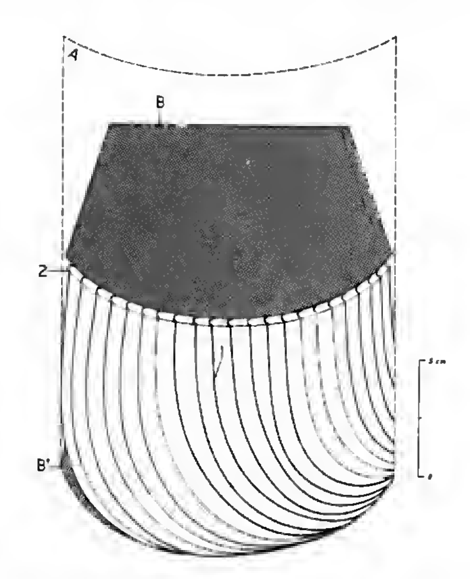


Fig. 3. — Géométrie de la structure de *Daedalus labechei.* A : plan vertical courbe ; B et B′ : plans horizontaux contenant la structure. 1 : traverses courbes en sections verticales ; 2 : traverses en sections horizontales.

Diplocraterion parallelum Torell (pl. I, 2)

La signification éthologique de cette ichnoespèce est maintenant bien connue depuis les travaux de R. Goldring (1962, 1964, 1971). La trace, d'une hauteur décimétrique, est constituée à la fois par un tube vertical en forme de U et par les traverses correspondant aux perturbations du sédiment à la suite du déplacement vertical du tube. La position des traverses par rapport à la position finale du tube permet de déterminer la réponse de l'organisme (descente ou remontée dans le sédiment) et de savoir si le réajustement de l'animal par rapport à l'interface eau-sédiment s'effectuait à la suite de phases de sédimentation ou, au contraire, de phases d'érosion (fig. 4).

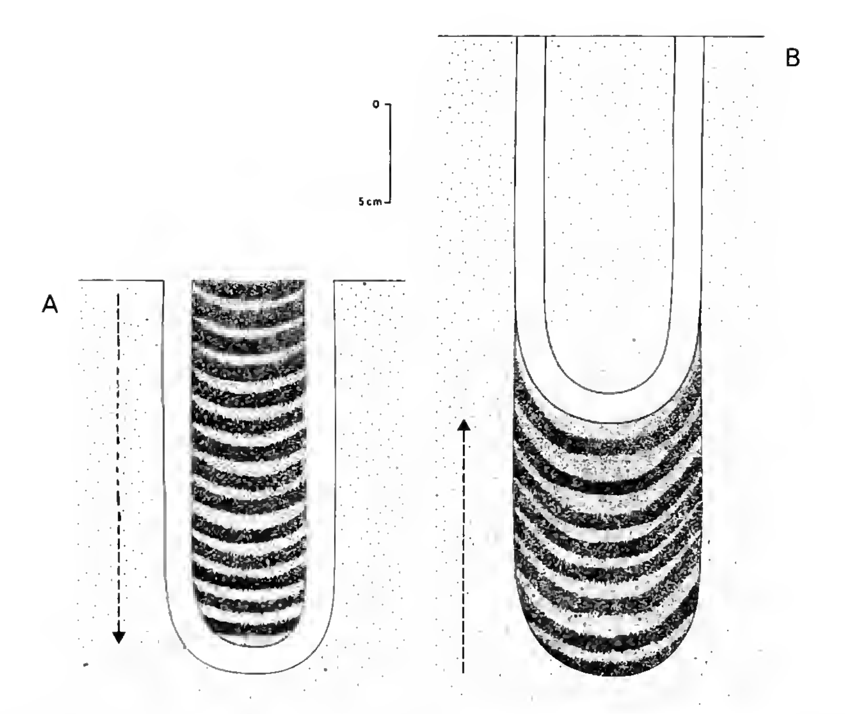


Fig. 4. — *Diplocraterion parallelum*. A : forme protrusive (traverses situées entre les branches du tube) : phases d'érosion du sédiment ; B : forme rétrusive (traverses situées sous le tube) : phases de dépôt du sédiment. (D'après R. Goldring, 1962.)

Skolithos Haldeman (= *Tigillites* Rouault) (pl. I, 1)

Cet ichnogenre regroupe des terriers verticaux de sections cylindriques ou subcylindriques, non ramifiés, lisses ou annelés. Parfois très denses et abondants, ils traversent perpendiculairement les strates qui les contiennent. Ils peuvent atteindre plus de 1,50 m de hauteur alors que leur diamètre ne dépasse pas 2 cm. La simplicité morphologique du terrier explique en partie la large extension stratigraphique que l'on reconnaît à cette forme et par voie de conséquence le peu de critères discriminants. D'autre part, il est également probable que différents types d'organismes peuvent produire de telles structures.

Skolithos est largement répandu géographiquement dans la sédimentation arénacée cambro-ordovicienne. Ces formes ont été attribuées primitivement à des algues (fucoïdes) ou même interprétées comme des structures d'origine physique avant d'être considérées comme des terriers souvent comparés aux récifs d'Hermelles. Néanmoins, les similitudes ne sont qu'apparentes et d'autres explications doivent être recherchées (cf. Hallam & Swett, 1966 ; Durand, 1984). La morphologie et la structure des tubes fournissent des indications importantes pour leur compréhension :

— les terriers ont des longueurs trop importantes pour avoir été occupés entièrement à un instant donné par l'ichnopoïète ;

— les diamètres des tubes sont constants sur toute leur longueur ce qui implique qu'ils n'ont pas enregistré la croissance de l'organisme ;

— les structures annulaires présentes sur certaines parties du tube semblent résulter d'une progresssion verticale ;

— l'inflexion vers le bas, par endroits, des lamines recoupées par les tubes suppose un déplacement vers le haut de l'ichnopoïète.

Les caractères sédimentologiques des dépôts arénacés qui les contiennent montrent que ces dépôts résultent de la migration successive de corps sédimentaires de tailles variées (rides, dunes hydrauliques, hyperdunes) (DURAND, 1984 et 1985). *Skolithos* semble ainsi refléter le tropisme vertical d'un organisme vermiforme vivant dans un substrat rendu instable par le déplacement des corps sédimentaires et traversant les sédiments en fonction des apports sédimentaires.

Dans certains cas, les tubes se terminent par un entonnoir ou des tumulus en tortillons recouvrant les orifices des tubes. L'existence de ces structures suppose que la partie supérieure des tubes est généralement tronquée par des phases d'érosion du sédiment.

Teichichnus Seilacher (pl. I, 5)

Cette structure allongée, habituellement exichniale, est constituée par la superposition de traverses horizontales de 0,5 à 2 cm de largeur (fig. 5). L'agencement et la forme des traverses indiquent le déplacement vertical d'un organisme cherchant à se maintenir à une profondeur constante par rapport à la surface du sédiment.

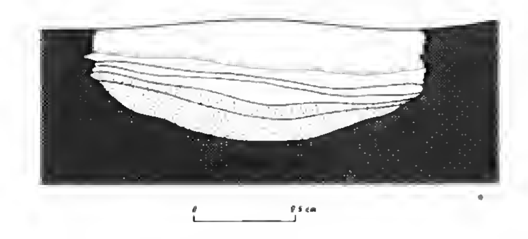


FIG. 5. — Section verticale transverse de *Teichichnus*. La structure concave vers le haut enregistre les étapes du déplacement vertical de l'organisme.

II. LES RELATIONS ENTRE TRACES FOSSILES ET SÉDIMENTATION

Dans les différents lithofaciès constituant le Grès armoricain, les caractéristiques sédimentologiques révèlent des mécanismes et des conditions de dépôt fondamentalement différents. Les lithofaciès peuvent en effet être attribués soit à l'action prépondérante d'une sédimentation épisodique (mise en place par des tempêtes) soit à l'action de la sédimentation chronique (processus à évolution lente et prolongée). Les caractéristiques ichnologiques reflètent l'adaptation des organismes aux variations hydrodynamiques dans le paléoenvironnement.

A — Dans la sédimentation épisodique

Des séquences types de dépôt ont été reconnues aussi bien dans les lithofaciès homolithiques arénacés que dans les lithofaciès hétérolithiques (fig. 6). Ces séquences sont décimétriques à pluridécimétriques, granulodécroissantes et débutent généralement par une accumulation clastique grossière à nombreux tests brisés de lingules. Leur base est érosive et tronque le matériel bioturbé de la partie supérieure des séquences sous-jacentes.

Dans ces séquences, la bioturbation est présente :

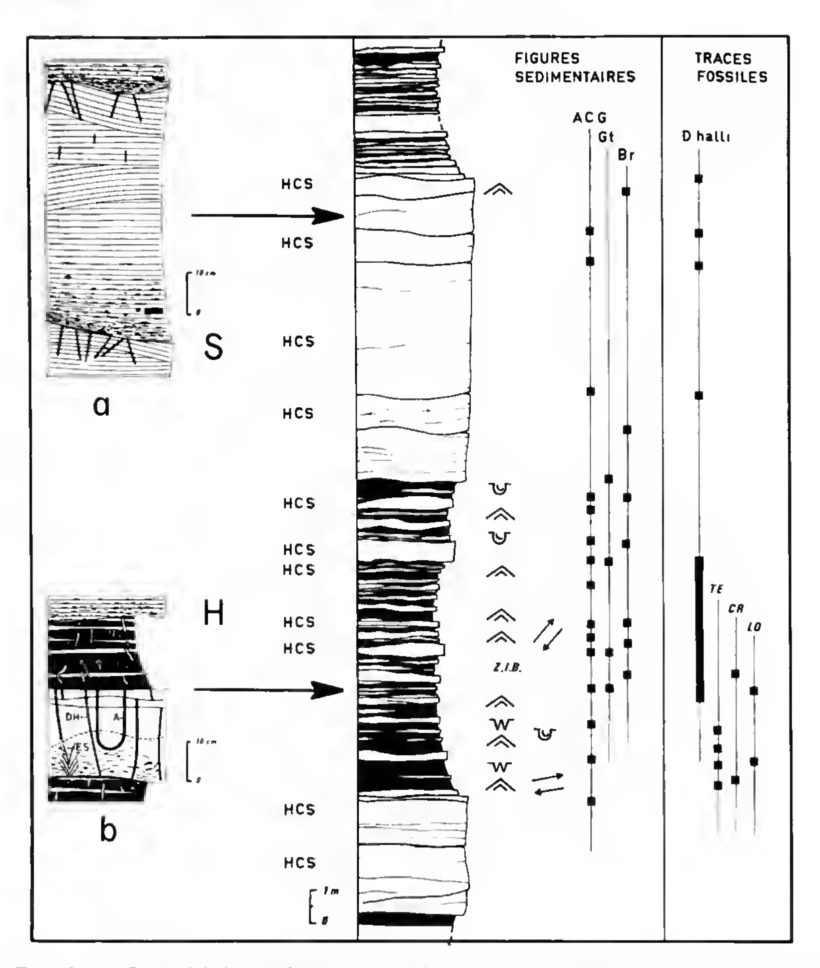


Fig. 6. — Caractéristiques des traces fossiles dans la sédimentation de tempête.
S : lithofaciès homolithique ; H : lithofaciès hétérolithique ; a et b : séquences élémentaires de dépôt.
HCS : litage oblique en mamelon ; ACG : accumulation clastique grossière ; Gt : gouttières de base de banc ; Br : brioches.
D. H et D. halli : *Daedalus halli* ; TE : *Teichichnus* ; CR : *Cruziana* ; LO : *Lingulichnites* ; ES : structure de désenfouissement ; A : *Arenicolites* ; ZIB : zone intensément bioturbée.

— à la partie inférieure sous forme de structures de désenfouissement révélant l'arrivée brutale du sédiment ;

— à la partie supérieure, sous forme de terriers surcreusés (*Daedalus halli*) ou non (*Arenicolites*, ...) nécessitant un dépôt dans des conditions plus calmes. La nature et l'implantation des traces fossiles dévoilent donc des conditions différentes de mise en place pour les parties basales (dépôt rapide et brutal) et les parties sommitales (dépôt lent). Elles confortent les informations pétrographiques et sédimentologiques (granulodécroissance, superposition de litages à vitesse de dépôt décroissante, ...). L'ensemble de ces éléments met en évidence un processus de dépôt par décantation lié à de brefs évènements de haute énergie dont l'intensité diminue rapidement. Ces conditions de mise en place en domaine de plate-forme suggère des dépôts de tempêtes (Durand, 1983, 1985).

Les traces fossiles présentes dans ce type de dépôt (*Daedalus halli, Teichichnus, Lingulichnites, Cruziana*, ...) ne semblent pas constituer des associations spécifiques. Elles marquent plutôt une réimplantation, apparemment désordonnée, de l'activité organique après les fortes perturbations subies par le paléomilieu.

B — Dans la sédimentation chronique

Contrairement aux dépôts précédents, des associations particulières de traces fossiles paraissent spécifiques des lithofaciès mis en place par les conditions chroniques de sédimentation (Durand, 1984) (fig. 7) :

— l'ichnocœnose *Skolithos — Diplocraterion — Daedalus halli* est uniquement présente dans des quartzites massifs (lithofaciès homolithiques arénacés) ; ce type de lithofaciès est essentiellement composé de corps sédimentaires de grandes et moyennes dimensions (dunes hydrauliques, hyperdunes) ; les caractéristiques sédimentologiques révèlent une sédimentation rapide et discontinue où alternent les phases de dépôt (*Skolithos, Diplocraterion*) et d'érosion (*Diplocraterion*) ;

— l'ichnocœnose *Cruziana — Monocraterion — Daedalus labechei — Phycodes* est spécifique d'alternances gréso-pélitiques (lithofaciès hétérolithiques) ; dans ces alternances, les périodes calmes sont fréquentes (dépôt du matériel fin) ce qui se traduit par une organisation différente de l'activité organique : traces de pacage d'Arthropodes (*Cruziana*), traces de fouissage (*Phycodes, Daedalus labechei*, ...).

Chacune de ces associations correspond à des composantes hydrodynamiques différentes pour chaque sorte de lithofaciès qui contiennent pourtant tous deux des marqueurs de milieux tidaux (structures en chevrons, directions opposées de paléocourants, ...).

Conclusion

Dans le Grès armoricain, les associations de traces fossiles sont caractéristiques de lithofaciès bien précis, c'est-à-dire que la nature des comportements est déterminée par des

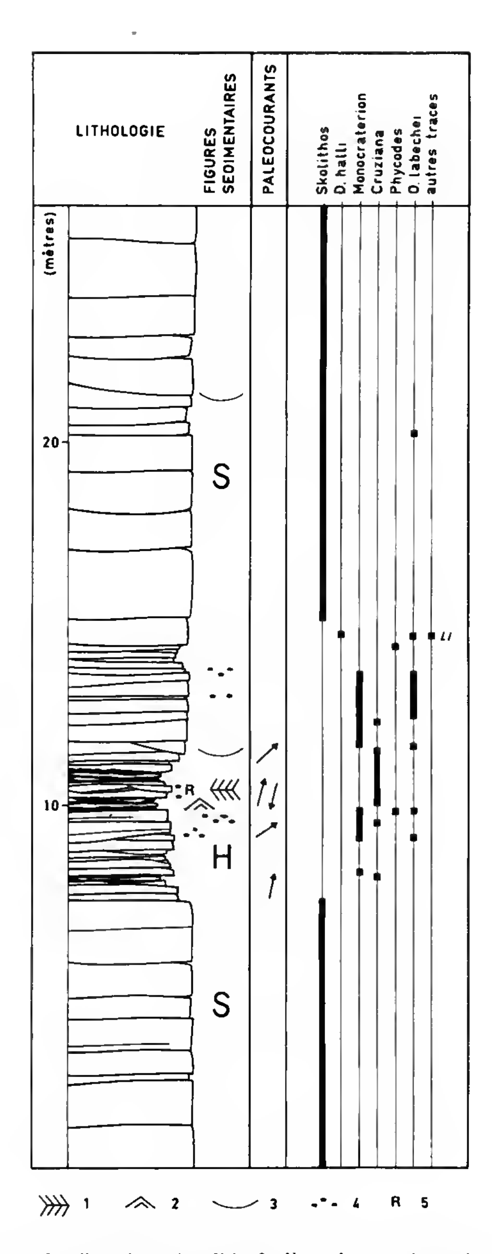


FIG. 7. — Répartition des traces fossiles dans les lithofaciès mis en place dans des conditions chroniques de sédimentation. Pointe de Dinan, presqu'île de Crozon. S : lithofaciès homolithique à *Skolithos* ; H : lithofaciès hétérolithique à *Cruziana* ; 1 : structures en chevrons ; 2 : rides d'oscillation ; 3 : surface érosive en chenal ; 4 : intraclastes argileux ; 5 : surfaces de réactivation ; Li : *Lingulichnites*. (D'après DURAND, 1984.)

conditions de milieu bien définies, Les traces fossiles participent pleinement à la reconnaissance de ces milieux en complément des structures sédimentaires d'origine physique. Les paléomilieux ainsi reconnus se succèdent verticalement en un même lieu et horizontalement au cours d'une « tranche » de temps donnée. L'organisation spatiale de ces paléomilieux à l'échelle du Massif Armoricain conduit à une reconstitution paléogéographique de la mer arenigienne. Les faciès côtiers à *Skolithos* et *Cruziana* ont une grande extension latérale et verticale dans certaines parties du Massif Armoricain (e. g. en Normandie, en presqu'île de Crozon). Ils correspondent à une même tranche de temps datée par les microfossiles (Paris, 1981). Les mêmes environnements couvrent donc des surfaces considérables ; on se trouvait ainsi en milieu planicôtier, c'est-à-dire sur de vaste zones dominées par l'action des marées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Crimes, T. P., 1970. — The significance of trace fossils in sedimentology, stratigraphy and palaeoecology with examples from Lower Palaeozoic strata. *In* : T. P. Crimes & J. C. Harper (eds), Trace fossils. Geol. J. spec. Issue. Seel House Press, Liverpool. **3** : 101-126.

— 1975. — The stratigraphical significance of trace fossils. *In* : R. W. Frey (ed.), The study of Trace Fossils. Springer-Verlag. New York : 109-130.

Durand, J., 1983. — Sédimentation normale et sédimentation de tempête : importance relative dans le Grès armoricain. *Terra cognita*, 3 (2-3) : 233.

— 1984. — Ichnocenoses du Grès armoricain (Ordovicien inférieur du Massif Armoricain) dans leur contexte sédimentologique. *In* : L. David & J. C. Gall (eds), Paleocology, 1984. Proceedings 1st Int. Congr. Paleoecol., *Geobios*, Lyon, mém. spéc., **8** : 189-197, 1 pl.

— 1985. — Le Grès armoricain. Sédimentologie, Traces fossiles, Milieux de dépôt. *Mém. Docums. Cent. Arm. Et. Struct. Socles, Rennes*, **3** : 150 p., 19 pl.

Frey, R. W., 1971. — Ichnology — the study of fossil and recent lebensspuren. *In* : B. F. Perkins (ed.), Trace fossils : a field guide to selected localities in Pennsylvanian, Permian, Cretaceous and Tertiary rocks of Texas and related papers. Sch. Geosci., *La. State Univ. Misc. Publ.*, **71** : 91.

Frey, R. W., & A. Seilacher, 1980 — Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia*, **3** : 183-207, Oslo.

Fürsich, F. T., 1975. — Trace fossils as environmental indicators in the Corallian of England and Normandy. *Lethaia*, **8** : 151-172. Oslo.

Goldring, R., 1962. — The trace fossils of the Baggy Beds (Upper Devonian) of North Devon, England. *Paläont. Z.*, **36** : 232-251.

— 1964. — Trace fossils and the sedimentary surface : 136-143. *In* : L.M.J.U. Van Straaten, (ed.), Developments in Sedimentology. 1 : deltaic and shallow marine deposits. Elsevier, Amsterdam. 464 p.

— 1971. — Shallow-water sedimentation as illustrated in the Upper Devonian Baggy Beds. *Mem. geol. Soc. Lond.*, **5** : 1-80.

Hallam, A., & K. Swett, 1966. — Trace fossils from the Lower Cambrian Pipe Rocks of the north-west Highlands. Scott. *J. Geol.*, **2** (1) : 101-106.

Howard, J. D., 1975. — The sedimentological significance of trace fossils. *In* : R. W. Frey (ed.), The study of trace fossils. Springer-Verlag, New York : 131-146.

— 1978. — Sedimentology and Trace Fossils. *In* P. B. Basan (ed.), Trace fossil concepts. S.E.P.M., short course 5. Tulsa : 11-42.

Paris, F., 1981. — Les Chitinozoaires dans le Paléozoïque du sud-ouest de l'Europe (Cadre géologique. Etude systématique. Biostratigraphie). *Mém. Soc. géol. minéral. Bretagne*, Rennes, **26** : 412 p.

Paris, F., M. Robardet, J. Durand & C. Noblet, 1982. — The Lower Ordovician transgression in south-west Europe. *Paleont. Contr. Univ. Oslo*, **280** : 41.

Seilacher, A., 1953. — Studien zur Palichnologie. I. Ubber die Methoden der Palichnologie. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **96** : 421-452, text-fig. 1-10, pl. 14.

— 1964. — Biogenic sedimentary structures. *In* : J. Imbrie and N. D. Newell (eds), Approaches to paleoecology. John Wiley & Sons Inc. New York : 296-316.

— 1967. — Bathymetry of trace fossils. *Mar. Geol.*, **5** : 413-428, text-fig. 1-4, 2 pl.

— 1978. — Use of trace fossil assemblages for recognizing depositional environments. *In* : P. B. Basan (ed.), Trace fossil concepts. S.E.P.M., short course 5. Tulsa : 167-181.

Simpson, S., 1975. — Classification of trace fossils. *In* : R. W. Frey (ed.), Springer-Verlag. New York : 39-54.

PLANCHE 1

1 : *Skolithos*. Grès armoricain inférieur de la presqu'île de Crozon. Noter le diamètre constant et les structures annulaires des tubes.

2 : *Diplocraterion parallelum*. Sommet du Grès armoricain inférieur de la presqu'île de Crozon. Deux sections horizontales sont visibles ; chacune d'entre elles montre une coupe transversale de la structure. tu : tube ; tr : traverse.

3 : *Daedalus labechei*. Collection Marie Rouault, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Plan vertical, les traverses deviennent tangentielles à la base de la structure (× 0,37)

4 : *Daedalus halli*. Grès armoricain supérieur de la presqu'île de Crozon. Plan vertical montrant les stades successifs de déplacement d'un tube rectiligne subvertical. Un déplacement vertical se superpose au déplacement latéral habituel en réponse à des variations de position de l'interface eau-sédiment. La pièce (10 F) donne l'échelle.

5 : *Teichichnus*. Grès armoricain supérieur de la presqu'île de Crozon. t : coupes transversales *in situ* dans un sédiment à dominance pélitique. La pièce (10 F) donne l'échelle.

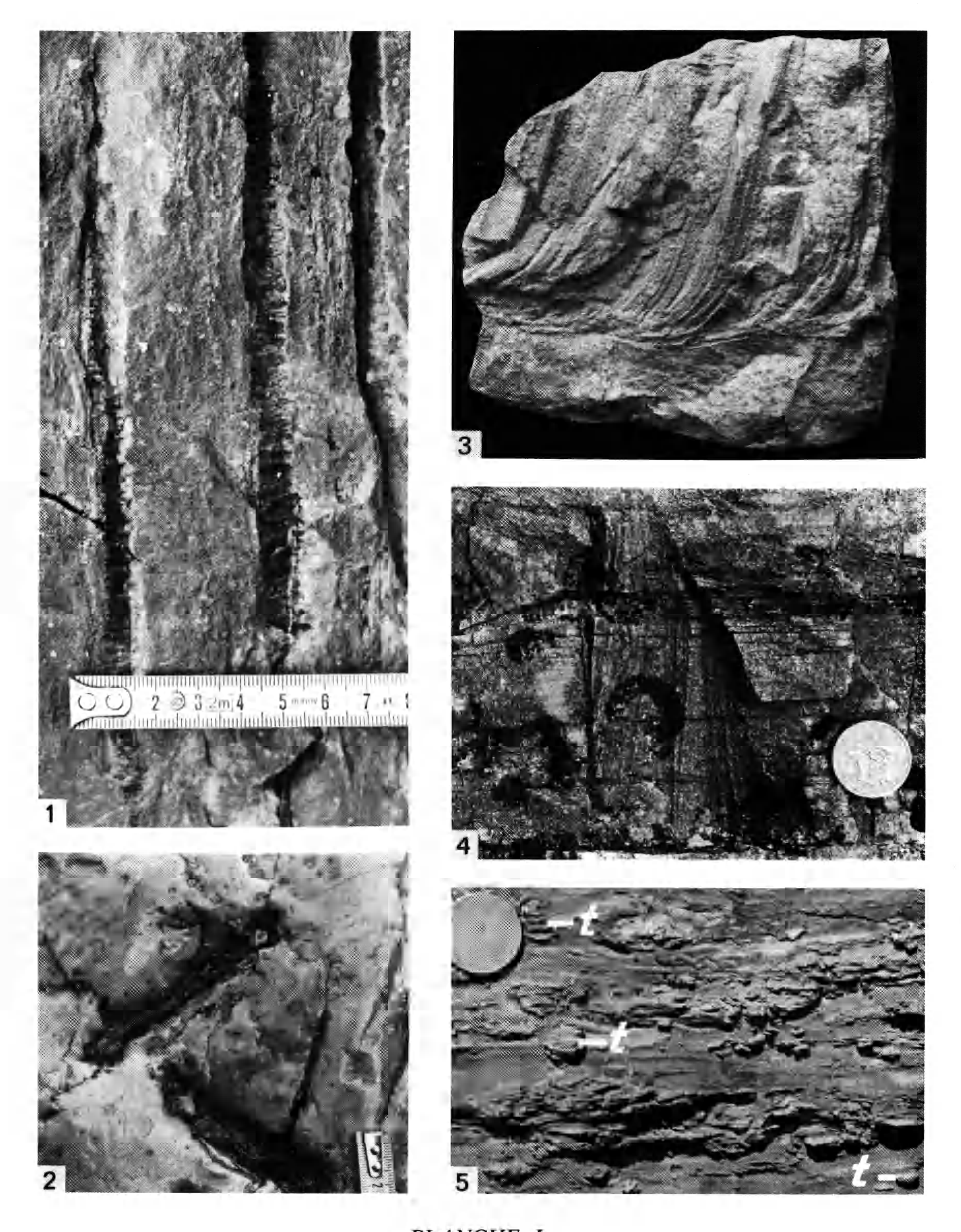


PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section A, n° 3 : 229-242.

Longues pistes de Dinosaures bipèdes à Adrar-n-Ouglagal (Maroc) et répartition des faunes de grands Reptiles dans le domaine atlasique au cours du Mésozoïque

par Michel MONBARON, Jean DEJAX et Georges DEMATHIEU

Résumé. — Trois pistes de Dinosaures bipèdes, imprimées sur des calcaires d'âge liasique inférieur, sont décrites dans cette note. Il s'agit des restes de Dinosauriens les plus anciens signalés dans le Haut Atlas central. L'une de ces pistes comporte 80 traces de pas successives, pour une longueur de plus de 90 m, ce qui constitue la plus longue piste de gros vertébré terrestre connue à ce jour ; les empreintes sont celles d'un individu de 5 m de haut environ, à la démarche lente et régulière. On constate que le fond du golfe atlasique a été le siège d'un peuplement en Dinosauriens à peu près ininterrompu entre la fin du Trias et le Jurassique moyen.

Abstract. — Three bipedal trackways, impressed in limestone of early Liassic age, are described in this note. These indications of the presence of dinosaurs are the oldest known in the central High Atlas Mountains. One of the trackways is comprised of traces of 80 successive steps and extends for a length of more than 90 meters ; it thereby constitutes the longest trackway of a large terrestrial vertebrate to be cited to this day. The imprints are those of an individual about 5 meters high, with a slow and regular gait. It is known that the interior of the Atlasic Gulf has been a region supporting populations of dinosaurs almost uninterruptedly between the end of the Triassic and the middle Jurassic.

M. MONBARON, *Institut de Géologie, 11, rue Emile Argand, CH-2000 Neuchâtel 7, Suisse.*
J. DEJAX, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléobotanique, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.*
G. DEMATHIEU, *Centre de Géodynamique sédimentaire et Evolution géobiologique, UA du CNRS 157, Institut des Sciences de la Terre, 6 Bd Gabriel, 21100 Dijon, France.*

INTRODUCTION

Ces dernières années, on a mis en évidence dans le Haut Atlas central les restes de plus en plus nombreux de faunes dinosauriennes, répartis sur l'ensemble de ce vaste territoire (fig. 1) :

— ossements de Sauropodes, allant du fragment isolé au squelette complet (MONBARON, 1978, 1983 ; MONBARON & TAQUET, 1981) ;

— ossements de Théropodes (JENNY *& al.*, 1979) ;

— enfin, nombreuses empreintes et pistes de Sauropodes et de Dinosaures tridactyles (JENNY *& al.*, 1981*b* ; JENNY & JOSSEN, 1982).

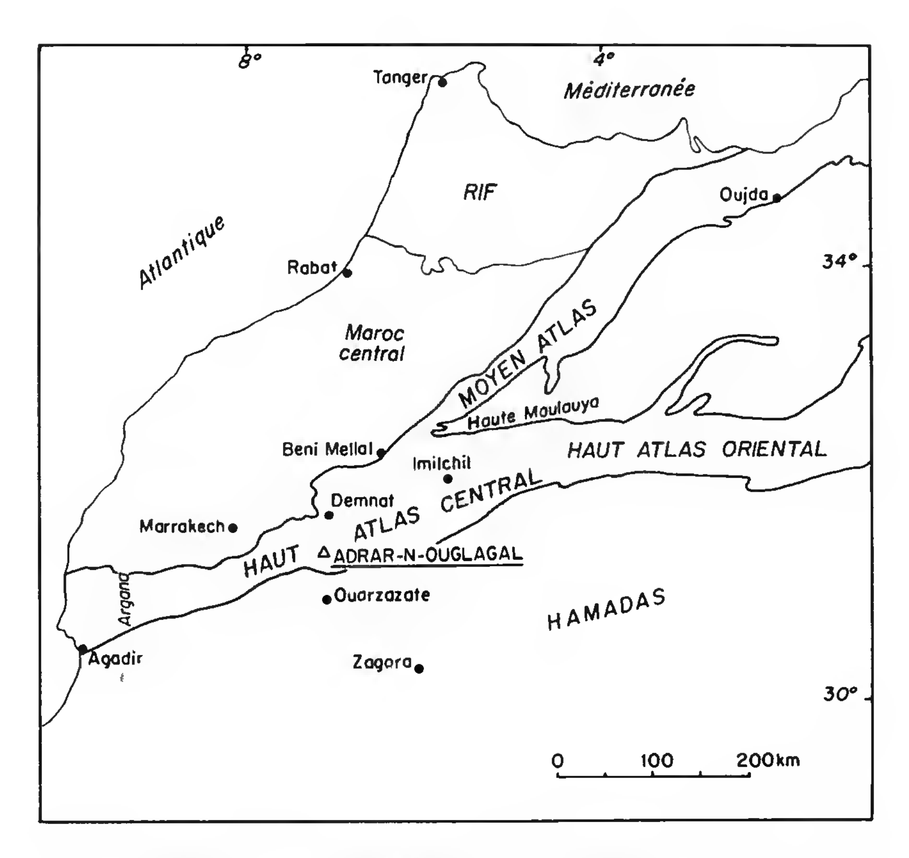


Fig. 1. — La région d'Adrar-n-Ouglagal et les chaînes atlasiques. Situation générale.

Stratigraphiquement, ces restes se situaient jusqu'ici entre le Lias moyen et le Jurassique moyen (Bathonien-Callovien).

Nous avons découvert récemment dans la région d'Adrar-n-Ouglagal (fig. 1), sur une dalle calcaire rapportée au Lias inférieur, un ensemble assez exceptionnel d'empreintes de pas de Dinosaures bipèdes. Cette découverte est un nouveau jalon qui permet de parfaire l'image du peuplement en Dinosauriens dans le domaine atlasique durant le Mésozoïque.

Cadre géographique et géologique

La région d'Adrar-n-Ouglagal est située dans la partie sud-occidentale du Haut Atlas central, à 50 km au nord-nord-ouest de Ouarzazate et à 15 km à l'est de Telouet. Le nom d'Adrar-n-Ouglagal désigne un ensemble de collines assez élevées (point culminant 2623 m), entourant un groupe de hameaux nommé Tighouza. L'affleurement décrit se trouve à 1 km à l'ouest de Ighram-n-Tighouza (coord. Lambert Nord Maroc 334,85/80,0).

Structuralement, c'est un brachysynclinal de 10 km de long sur 5 de large (fig. 2), axé

NW — SE, dont le cœur est occupé par des sédiments détritiques rubéfiés, fins à très grossiers, qui constituent les collines sus-mentionnées. Les formations lithostratigraphiques rencontrées dans cette région sont les suivantes, de bas en haut (fig. 3 ; cf. LE MARREC, 1979) :

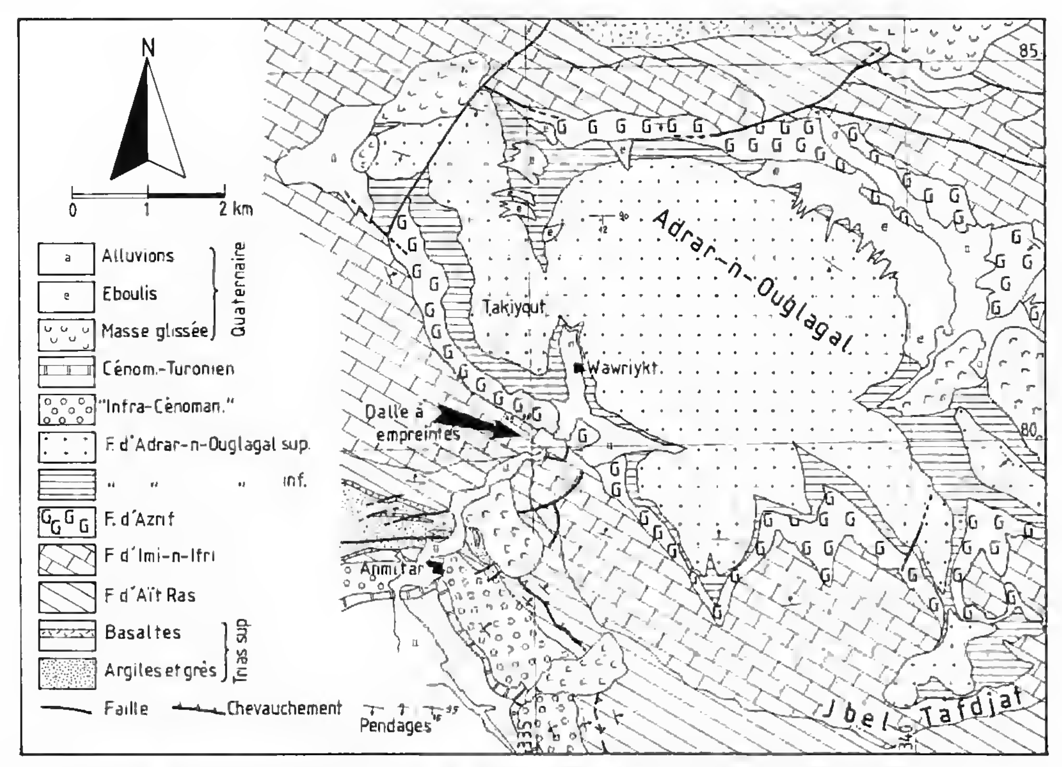


FIG. 2. — Carte géologique simplifiée du brachysynclinal d'Adrar-n-Ouglagal. Restitution photogéologique, partiellement contrôlée sur le terrain ; d'après LE MARREC (1979), légèrement modifiée.

— des grès, basaltes et argilites du Trias terminal — Hettangien (BEAUCHAMP, 1983), suivis en concordance par

— des marnes et dolomies (150 m), passant à des calcaires et calcaires dolomitiques (150 m), du Lias inférieur (Sinémurien) ; le sommet de cette séquence carbonatée est marqué par un banc de cargneule jaune coiffé d'un hard-ground ;

— des gypses et argilites (170 m), passant progressivement à des siltstones chocolat (200 m) ; cet ensemble repose en concordance (apparente ?) sur la série carbonatée ; ces couches sont rapportées par les auteurs au Lias moyen à supérieur (Carixien — Domérien ?) ;

— des sédiments détritiques, constituant la formation la plus récente, d'âge mal précisé (Lias supérieur — notre point de vue actuel ; Bathonien — JENNY & *al.*, 1981*a* ; voire, Crétacé inférieur ou Infracénomanien — ROCH, 1939). Il s'agit d'une série alternativement gré-

seuse et conglomératique, en corps lenticulaires chenalisés se ravinant successivement ; les galets des conglomérats, presque monogéniques, sont des quartzites blancs à patine jaune, très bien arrondis, pouvant atteindre 15 cm de diamètre ; on y trouve des lentilles de lignite, de nombreux débris végétaux carbonisés et des fragments de bois silicifié, ainsi que des morceaux d'os roulés et brisés de Dinosaures Sauropodes. Au nord-est du synclinal, le passage semble progressif entre les siltstones sous-jacents et ces grès-conglomérats ; au sud, en revanche, les grès et conglomérats ravinent peu à peu les siltstones, puis les gypses et argiles, pour reposer directement sur les calcaires et calcaires dolomitiques du Lias inférieur, eux-mêmes ravinés (Jbel Tafdjat, fig. 2) ; ceci dénote une activité tectonique synsédimentaire très nette, accompagnée d'une émersion et d'une érosion simultanées.

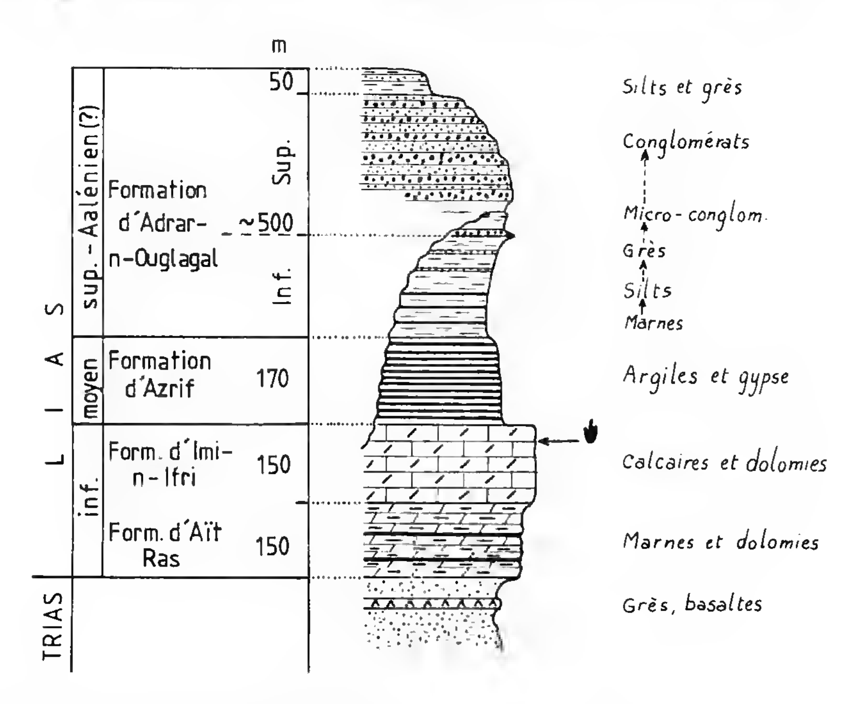


FIG. 3. — Coupe stratigraphique de la région d'Adrar-n-Ouglagal, avec situation des empreintes du Lias inférieur. D'après LE MARREC (1979), modifiée.

DESCRIPTION DES EMPREINTES D'ADRAR-N-OUGLAGAL

Les empreintes apparaissent à la surface d'une vaste dalle calcaire, située dans le tiers supérieur de la « Formation d'Imi-n-Ifri », d'orientation N 135 E et de pendage régulier (35°) vers le nord-est (cf. p. 234). L'effritement frontal des couches sus-jacentes, l'abattage des blocs au pied du versant et leur déblaiement immédiat par un oued coulant à la base de l'affleurement ont favorisé la mise au jour d'une surface de 8 à 9000 m² environ (fig. 4), sur laquelle sont imprimées trois longues pistes de Dinosaures bipèdes.

La piste principale (A) compte *80 traces de pas successives*, toutes très bien visibles bien qu'assez altérées. Elle « descend » de l'ouest-sud-ouest vers l'est-nord-est (sens de la marche vers N 70 E). Les traces sont tridactyles (fig. 5), avec une sorte de long « ergot » vers l'arrière ; la longueur totale d'une empreinte est de 38 cm, dont 23 cm pour le seul ergot. La longueur d'un doigt latéral est de 17 cm et l'envergure (= largeur) du pied est de 30 cm. L'angle formé par deux doigts antérieurs voisins est de 60° environ. La longueur du pas varie relativement peu et est comprise entre 100 et 107 cm, ce qui dénote une progression très régulière de l'animal. La longueur de la piste représente donc environ 90 m. A son extrémité occidentale, elle disparaît sous les couches en place ; son extrémité orientale est masquée par un enduit d'éboulis de pente.

A la hauteur de la soixantième empreinte (dans le sens de la marche), la piste est traversée par une seconde série de traces de pas (B). Celle-ci recoupe le précédent tracé à peu près à angle droit (sens de la marche : N 165 E environ). Elle comprend 45 empreintes environ, imprimées sans doute par un individu de même espèce, mais de plus petite taille (longueur du pied plus petite, enjambées de 55 à 70 cm).

Enfin, une troisième piste (C), un peu plus courte que B (une trentaine de pas conservés), est située à une quinzaine de mètres en contrebas (au nord) de la piste A ; elle s'étire parallèlement à cette dernière.

Discussion

1. Qualité des empreintes d'Ouglagal

D'une manière générale, toutes les empreintes, soit plus de 150, sont assez mal conservées. D'une part, la corrosion subie par la surface de la dalle depuis sa mise à l'affleurement a pu effacer une partie des détails originels. Il est toutefois possible que la mauvaise qualité des empreintes soit elle-même originelle. On peut penser notamment que l'impression s'est faite alors que la boue calcaire était encore passablement humide. Une autre possibilité pour expliquer le peu de finesse des détails conservés est que les animaux pataugeaient dans une vaste lagune très peu profonde et que l'eau a immédiatement effacé les détails et aspérités les plus fines des empreintes, pour ne conserver que la forme assez grossière de chaque pas. Il est probable qu'une réponse à ces interrogations se trouve sous les éboulis et/ou les couches en place, aux deux extrémités de la piste A.

2. Types d'empreintes et caractéristiques de l'animal

Le type des empreintes d'Ouglagal paraît assez exceptionnel, tant par la forme que par la longueur des pistes. Les traces montrant une « digitation » postérieure, dans le prolongement du rayon III, ne sont pas fréquentes. A notre connaissance, ce sont celles :

— de l'ichnogenre *Tridactylus machouensis* Biron et Dutuit, 1981 du Trias de la Formation d'Argana (Maroc) ; l'empreinte postérieure aux doigts médians semble ici plus courte et beaucoup plus large, son orientation par rapport à l'orteil III plus variable et l'angle de divergence des orteils latéraux plus petit que sur les empreintes étudiées ;

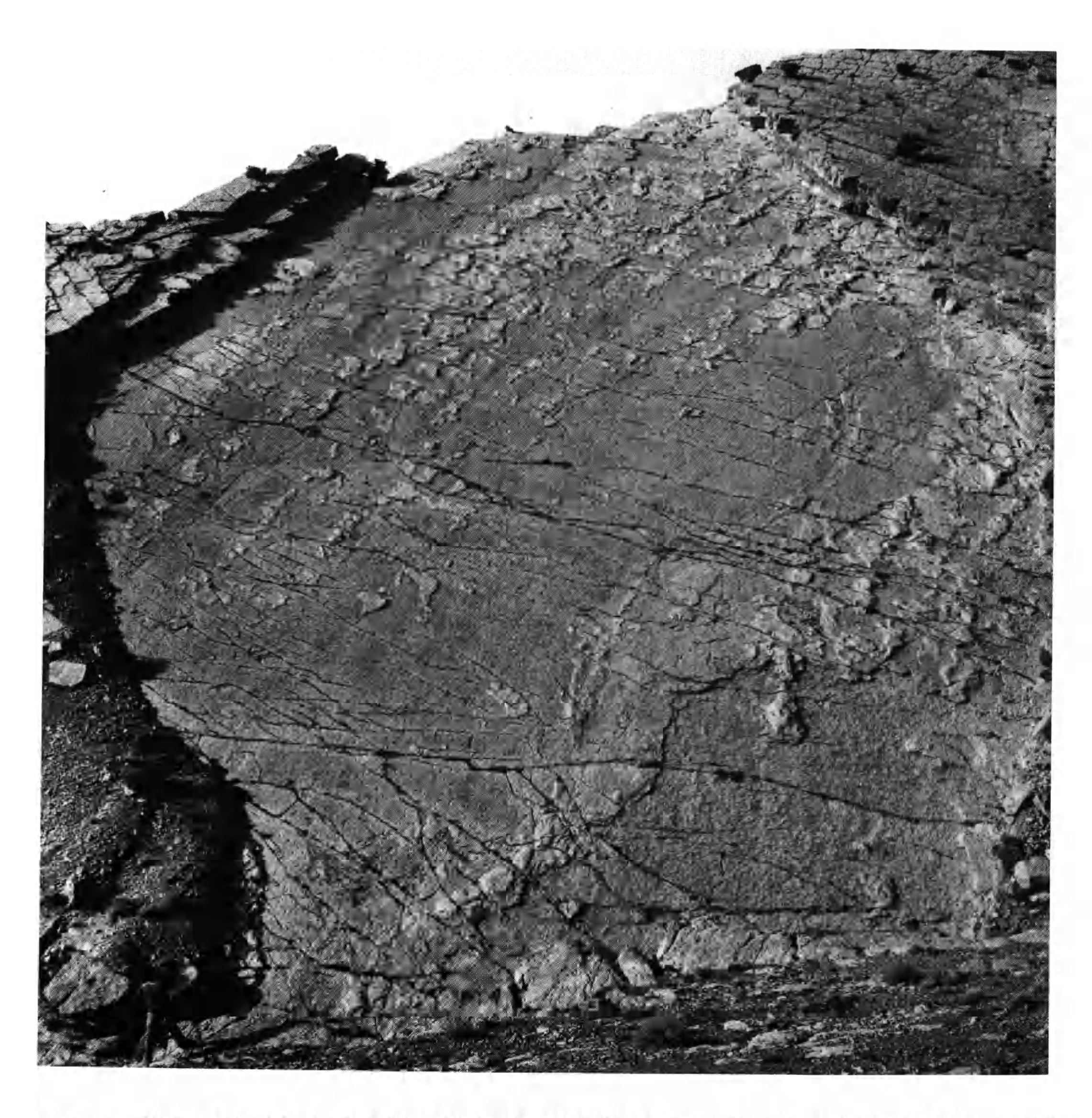


FIG. 4a. — Photo de la dalle à empreintes d'Adrar-n-Ouglagal. Le personnage en bas à gauche donne l'échelle.

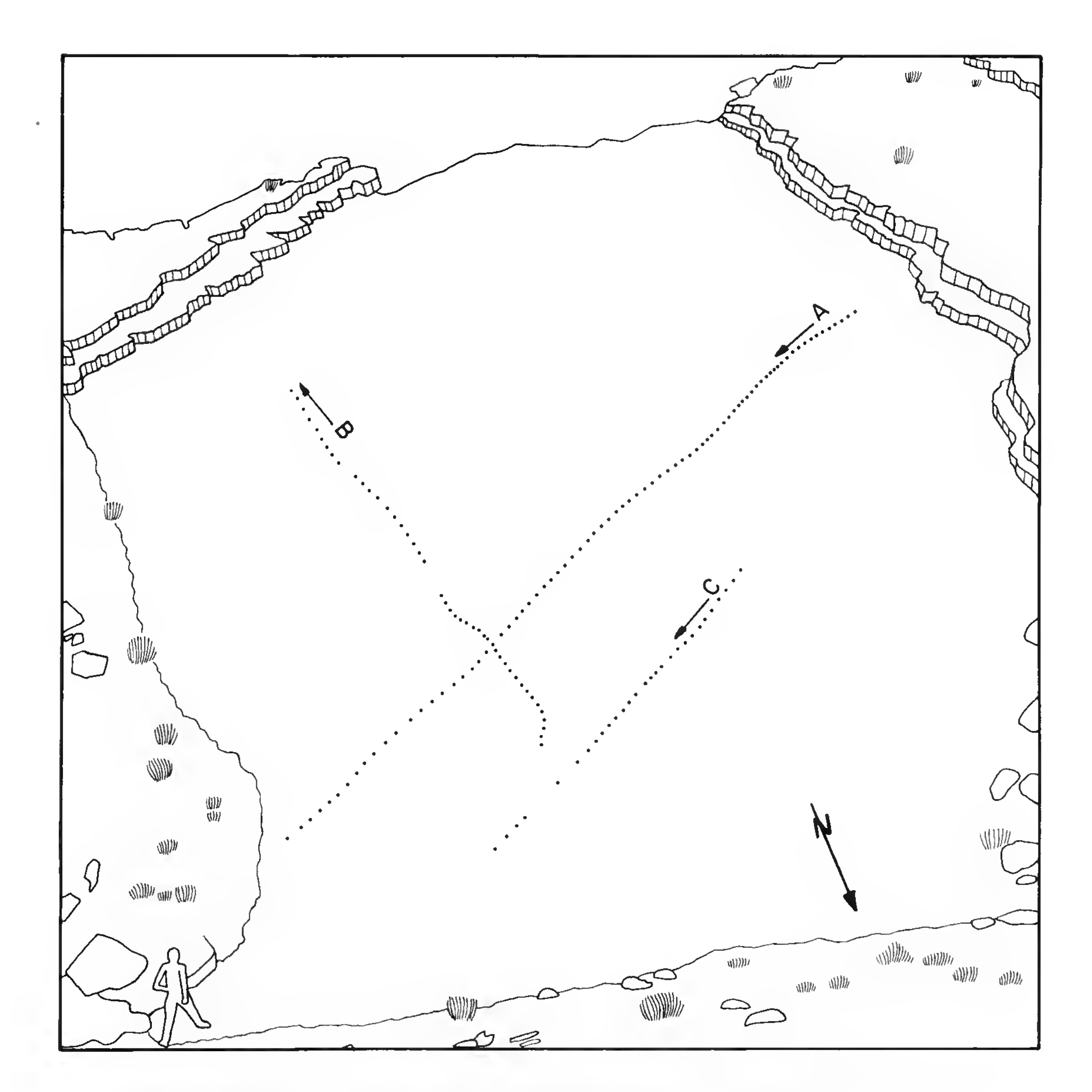


Fig. 4b. — Schéma de la dalle à empreintes — situation des trois pistes décrites dans le texte.

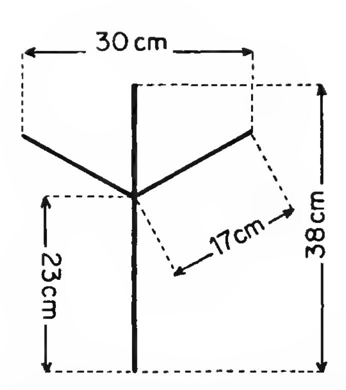


Fig. 5. — Allure schématique et dimensions d'une empreinte d'Adrar-n-Ouglagal (piste A).

— des ichnogenres *Anomoepus* Hitchcock, 1848, et *Sauropus* Hitchcok, 1845 (fig. 6 a et b), du Lias inférieur de la vallée du Connecticut/USA (Lull, 1953) ; dans les deux cas, l'empreinte postérieure est l'empreinte du métatarse (il faut noter que le « talon » n'imprime que dans des situations de locomotion — ou de station — particulières, analogues à celle d'un lapin domestique ; le plus souvent cependant, les auteurs de ces traces sont fonctionnellement tridactyles et bipèdes (marche haute) et le « talon » n'imprime plus) ;

— de l'ichnogenre *Moraesichnium* Leonardi, 1979 (fig. 6 c), qui semble avoir le plus d'affinité avec les traces d'Ouglagal, du moins pour ce qui concerne les diverses proportions ; l'auteur ne donne que peu de précisions au sujet de ce « talon ».

Les ichnites qui précèdent ont été attribuées par les auteurs à des Ornithischiens (Hypsilophodontidae ?). Compte tenu de leurs caractéristiques, nous rapportons en première approximation les traces d'Ouglagal à l'ichnogenre *Moraesichnium* Leonardi, 1979, à charge de confirmer cette attribution par la suite.

S'il s'avère toutefois que la digitation postérieure est réellement l'empreinte d'un doigt, une griffe et/ou des coussinets doivent être visibles au moins sur l'une des 150 empreintes ; il pourrait alors s'agir d'un Dinosaure tout à fait particulier, difficile à classer (Coelurosaure ?).

En supposant que l'animal responsable de la piste A se déplaçait tranquillement, on peut estimer la longueur de ses membres postérieurs à environ 160-180 cm, celle du tronc à 120 cm, pour une longueur totale de l'animal de 5 m environ. La vitesse de locomotion, en marche tranquille, est estimée à 5 km/h (méthodes de calcul *in* Demathieu, 1984).

L'étude ichnologique détaillée de ce gisement reste bien entendu à faire. Elle devrait apporter des précisions sur les quelques points soulevés ici.

3. Importance du site d'Ouglagal

La découverte est en soi suffisamment intéressante et spectaculaire pour qu'il vaille la peine de la mentionner. Elle donne en outre de précieuses indications d'ordre stratigraphique et paléogéographique, qu'il faut discuter maintenant.

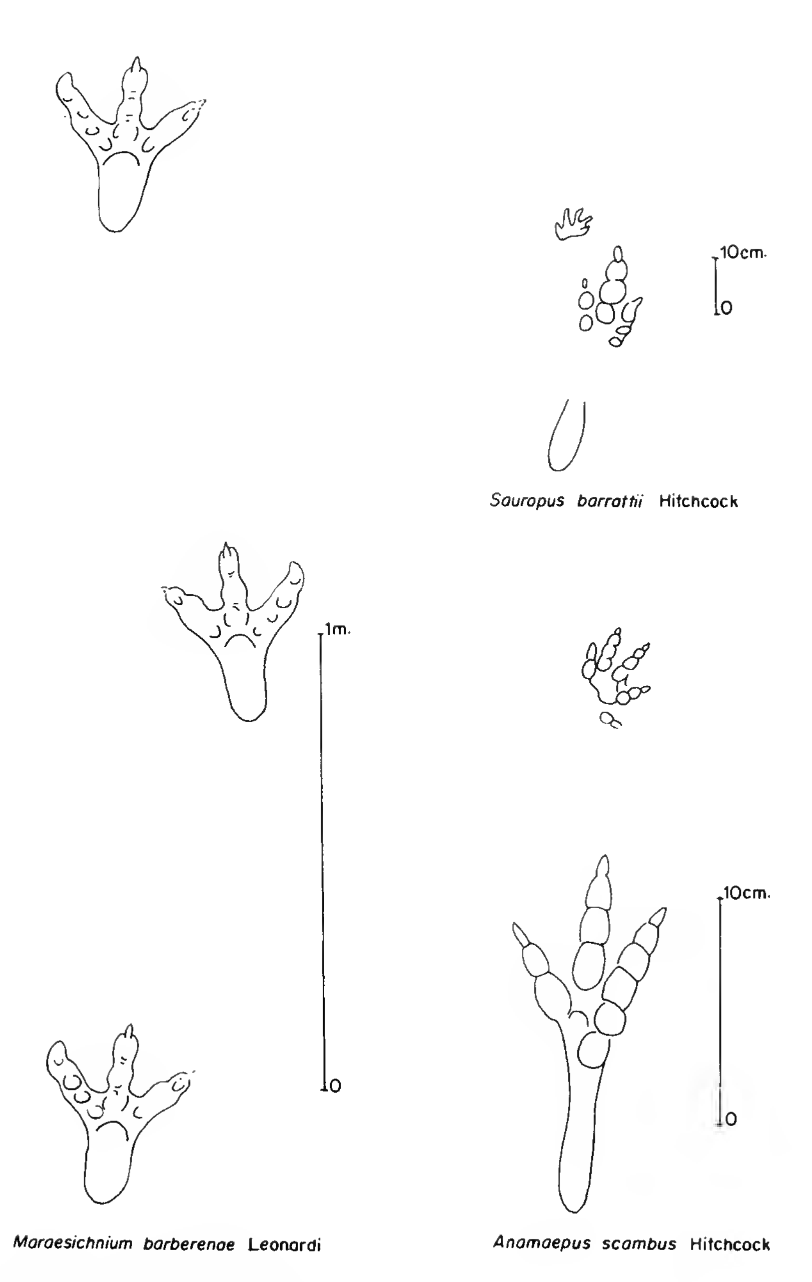


FIG. 6. — Dessins des trois ichnoespèces *Sauropus barrattii* Hitchcock, *Moraesichnium barberenae* Leonardi et *Anomoepus scambus* Hitchcock.

A notre connaissance, la piste A est la plus longue piste de *gros* vertébré terrestre signalée jusqu'à ce jour. THULBORN & WADE (1984) viennent de décrire en détail le superbe gisement ichnologique de Lark Quarry (Queensland), où ils ont recensé environ 3000 traces produites par plus de 100 individus bipèdes, pour la plupart de très petite taille (pas plus grand qu'un poulet) ; un seul individu, de taille comparable à ceux d'Ouglagal, a marqué son passage sur le site par onze empreintes successives ; c'est actuellement sans doute la plus grande concentration de traces de pas de Dinosaures connue au monde. Les pistes décrites par FURRER (1979) dans les Alpes grisonnes comptent, pour les plus longues, une trentaine d'empreintes successives, produites par des individus de taille moyenne, sans doute comparables aux nôtres. Les pistes décrites au Brésil par G. LEONARDI (1979) comptent également, pour les plus longues, 30 à 40 pas. Le gisement ichnologique de Vieux Emosson (DEMATHIEU & WEIDMANN, 1982) se distingue par un très grand nombre d'empreintes (environ 800 sur 350 mètres carrés), mais la faible surface exposée et l'intense piétinement occasionné par les neuf ichnoespèces recensées ne permettent pas d'identifier plus de six à sept empreintes successives attribuables au même individu. Plus près d'Adrar-n-Ouglagal, sur le site très connu d'Aït Iouaridene (PLATEAU, GIBOULET & ROCH, 1936 ; DUTUIT & OUAZZOU, 1979), on compte les empreintes par centaines, mais rarement associées en pistes de plus de dix pas successifs.

4. Age des empreintes d'Ouglagal

Tous les auteurs ayant travaillé dans cette région s'accordent à rapporter au Lias inférieur les dépôts carbonatés qui succèdent, sans discontinuité majeure identifiable, aux basaltes et argilites triasiques. Les formations lithologiques définies ces dernières années plus au nord par LE MARREC et par JENNY (fig. 3) se reconnaissent assez bien dans la région d'Ouglagal ;

— les marnes et dolomies représentent la « Formation d'Aït Ras » du Sinémurien (JENNY, *sous presse*) ;

— les calcaires et calcaires dolomitiques sur lesquels sont imprimées les pistes décrites ci-dessus sont équivalents à la formation des « Calcaires et dolomies d'Imi-n-Ifri » (JENNY & LE MARREC, 1980), également du Sinémurien ;

— quant aux gypses, silts et marnes sus-jacents, ils sont un équivalent latéral de la « Formation d'Azrif », que LE MARREC (*in* JENNY & *al.*, 1981) attribue au Lias moyen à supérieur ; ce faciès détritique rubéfié remplace dans ce fond de golfe atlasique les calcaires néritiques de la « Formation d'Aganane », rencontrés plus au centre-est (région d'Azilal) et datés du Carixien par des ammonites (DUBAR & MOUTERDE, 1978) et par des foraminifères benthiques (Orbitopselles, SEPTFONTAINE, en préparation).

5. Répartition des restes de Dinosauriens dans le domaine atlasique (tabl. I)

C'est donc la première fois que l'on signale des restes de Dinosauriens dans le *Lias inférieur* du Maroc. Jusqu'à présent, on connaissait des traces de pas dans Lias moyen (Domérien, Formation d'Aganane, JENNY & JOSSEN, 1982), dans le Jurassique moyen (Bathonien, Formations de Tilougguit, des Guettioua et des Iouaridene, JENNY & *al.*, 1981*a*

et *b*), ainsi que dans le Maestrichtien d'Agadir (AMBROGGI & DE LAPPARENT, 1954). Les ossements, eux, sont signalés déjà au Trias supérieur, dans le couloir d'Argana (DUTUIT, 1964), puis au Toarcien — Aalénien (Formation d'Azilal, JENNY *& al.*, 1980) et surtout au Bathonien (MONBARON, 1978, 1983 ; MONBARON & TAQUET, 1981). Il subsistait un hiatus au Lias inférieur, dès lors comblé par la découverte d'Adrar-n-Ouglagal.

On constate donc la pérennité du peuplement en gros reptiles terrestres, dans le secteur atlasique, entre la fin du Trias et la fin du Jurassique moyen, soit durant près de 30 millions d'années.

En outre, durant le même intervalle de temps, on peut mettre en évidence une migration des faunes dinosauriennes à partir de l'ouest, en direction de l'est et du nord (Moyen Atlas), correspondant à un *envahissement progressif* du domaine atlasique par ces faunes. Ce domaine montre d'ailleurs une nette tendance à la continentalisation, surtout dès le Bathonien, la sédimentation détritique « rattrapant » alors la subsidence (phase de comblement du protorift atlasique et avortement de celui-ci).

Depuis peu, on sait qu'il existe aussi des ossements, rapportés à des Théropodes, dans les grès du Cénomanien du Haut Atlas (MONBARON *& al.*, en préparation), contemporains des restes signalés dans les Hamadas par LAVOCAT (1951, 1952). Il y a donc un hiatus de près de 60 millions d'années entre ceux-ci et les faunes du Jurassique moyen. La rareté de ces fossiles médiocrétacés, leur nature nettement différente (type d'ossements, mode de gisement et de conservation), et enfin, l'image de la répartition des faunes jurassiques et crétacées dans les séries du Haut Atlas (tabl. I), sont autant d'arguments propres à souligner la césure importante existant entre les « Couches rouges » médiojurassiques et le cycle sédimentaire crétacé, ensembles séparés par plus de 50 millions d'années (MONBARON, 1980,

TABLEAU I .— Répartition des restes de Dinosauriens connus dans le domaine atlasique durant le Mésozoïque.

	Agadir	Couloir d'Argana	Atlas de Demnat	Atlas de Beni Mellal	Imilchil	Moyen Atlas	Ht. Atlas oriental
Maestrichtien	[empreintes tridactyles]						
Crétacé moyen				[squelette complet (Théropode)]			
Bathonien-Call.		O	[empreintes tridactyles] O [os épars]	[empreintes tridactyles] O [os épars] [squelette complet (Sauropode)]	[empreintes tridactyles] O [os épars]	[empreintes tridactyles] O [os épars]	[os épars]
Bajocien				[os épars]			
Toarcien-Aal.			O [os épars] [squelette complet (Théropode)]	O			
Lias moyen			[empreintes tridactyles]	[empreintes tridactyles]			
Lias inférieur			[empreintes tridactyles] [os épars]				
Trias supérieur		[empreintes tridactyles] [os épars]					

Légende :
- Empreintes tridactyles
- O Empreintes de Sauropodes
- Os épars de Sauropodes
- Squelette complet (Sauropode)
- Squelette complet (Théropode)

1982 ; Jenny & *al.*, 1981*a* ; Jenny, 1983, 1984). Rappelons que certains auteurs (Choubert & Faure-Muret, 1962 ; Laville, 1978) estiment que la sédimentation aurait été à peu près continue depuis le Trias jusqu'au Crétacé, avec une brève interruption à la limite Jurassique — Crétacé (phase tectonique jurassico-crétacée, ou infra-crétacée).

6. Milieu de vie

Du Trias au Jurassique moyen, ces faunes reptiliennes devaient certes vivre sur un continent, mais à proximité des côtes. Les empreintes du Lias inférieur sont à ce titre très démonstratives ; elles sont imprimées sur des bancs calcaires dont les caractères sédimentologiques dénotent un milieu de très faible profondeur et de faible énergie, marin à lagunaire, voire épisodiquement supratidal : présence de birds-eyes, de laminites, avec souvent des polygones de dessiccation et des fantômes de gypse fibreux épigénisé en calcite. Il faut se représenter un vaste estran très surbaissé, alternativement envahi par des matériaux détritiques d'origine continentale, ou submergé par la mer (notamment lors de marées exceptionnelles), sur lequel déambulait une faune variée de Dinosauriens.

En fait, dans l'ensemble du Jurassique du Haut Atlas, les restes des grands reptiles terrestres sont la plupart du temps situés dans des niveaux dont les caractères sédimentologiques (fréquence des faciès de plage, de barres de marées) et le contenu faunistique (nombreux bivalves et poissons marins ou saumâtres) dénotent une imbrication continue de conditions de sédimentation continentales et marines très proximales (Monbaron & *al.*, en préparation).

Conclusions

Chaque nouvelle découverte confirme le fait que le domaine atlasique mésogéen, et en particulier l'extrémité occidentale du golfe téthysien, entre Marrakech et le méridien d'Errachidia, est extrêmement riche en faunes de Dinosauriens ; il doit être considéré comme un secteur d'étude désormais classique pour ce type de vertébrés continentaux. L'étude comparative de ces divers restes devrait permettre aux paléontologues de déterminer si oui ou non les faunes dinosauriennes de la marge nord-occidentale africaine sont issues d'un tronc commun, triasique (ce que nous tenons quant à nous pour fort probable), et de reconstituer l'évolution subie par ces lignées.

En outre, la mise en évidence, dans le même secteur, de faunes nombreuses et variées d'autres vertébrés supérieurs (poissons, crocodiles, tortues), aux côtés de restes de bois et de plantes en très grandes quantités, permet de compléter l'image d'un écosystème continental riche et très diversifié (Monbaron & *al.*, en préparation), propre à nous renseigner sur un épisode, peu connu et peu documenté, de l'évolution de la vie en milieu subaérien.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un projet de recherche pluridisciplinaire financé par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique (requête n° 2.720-0.82),

le Muséum national d'Histoire naturelle et par le CNRS, avec l'appui actif de la Direction de la Géologie marocaine. M. A. LAAROUSSI a participé à la prospection sur le terrain. Melle J. CRAPART a dessiné une partie des figures. Que toutes ces personnes et institutions trouvent ici l'expression de notre très vive gratitude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AMBROGGI, R., & A. F. DE LAPPARENT, 1954. — Les empreintes de pas fossiles du Maestrichtien d'Agadir. *Notes Serv. géol. Maroc,* **10** (122) : 43-57.

BEAUCHAMP, J., 1983. — Le Permien et le Trias marocains : quelques acquisitions récentes. *Bull. Fac. Sci. Marrakech,* Sect. Sci. de la Terre, n° spécial 1 : 1-21.

BIRON, P. E., & J. M., DUTUIT, 1981. — Figurations sédimentaires et traces d'activité au sol dans le Trias de la formation d'Argana et de l'Ourika (Maroc). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e série, **3**, section C, (4) : 399-427.

CHOUBERT, G., & A., FAURE-MURET, 1960-62. — Évolution du Domaine atlasique marocain depuis les temps paléozoïques. *Mém. Soc. géol. Fr,* h. sér. (Livre Mémoire P. FALLOT), 1 : 447-527.

DEMATHIEU, G., 1970. — Les empreintes de pas de Vertébrés du Trias de la bordure N-E. du Massif Central. *Cah. Paléont.,* Ed. CNRS, Paris : 211 p.

— 1984. — Utilisation de lois de la mécanique pour l'estimation de la vitesse de locomotion des vertébrés tétrapodes du passé. *Géobios,* Lyon, **17** (4) : 439-446.

DEMATHIEU, G., & M. WEIDMANN, 1982. — Les empreintes de pas de reptiles dans le Trias du Vieux Emosson (Finhaut, Valais, Suisse). *Eclog. geol. Helv.,* **75** (3) : 721-757.

DUBAR, G., & R. MOUTERDE 1978. — Les formations à Ammonites du Lias moyen dans le Haut Atlas de Midelt et du Tadla. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc,* **274** : 1-112.

DUTUIT, J. M., 1964. — Découverte de gisements fossilifères dans le Trias du couloir d'Argana. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* **258** (4) : 1285-1287.

DUTUIT, J. M., & A. OUAZZOU, 1980. — Découverte d'une piste de Dinosaure Sauropode sur le site d'empreintes de Demnate (Haut Atlas marocain). *In* : Écosystèmes continentaux du Mésozoïque. *Mém. Soc. géol. Fr.,* N. S., **59** (139) : 95-102.

FURRER, H., 1983. — Dinosaurier in den Alpen. Fährtenplatten in der Trias der Schweiz. *Miner. Mag.,* 2 (1983) : 64-69.

HAUBOLD, H., 1984. — Saurierfährten. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt, 2e éd. : 232 p. ; Die neue Brehm Bücherei.

JENNY, J., 1984. — Dynamique de la phase tectonique synsédimentaire du Jurassique moyen dans le Haut Atlas central (Maroc). *Eclog. geol. Helv.,* 77 (1) : 143-152.

JENNY, J., *sous presse.* — Carte géologique du Maroc 1 : 100.000, feuille Azilal. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc* ; 339.

JENNY, J., C. JENNY-DESHUSSES, A. LE MARREC & P. TAQUET, 1980. — Découverte d'ossements de Dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Toarcien) du Haut Atlas central (Maroc). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* D, **290** : 839-842.

JENNY, J., A. LE MARREC & M. MONBARON, 1981*a*. — Les Couches rouges du Jurassique moyen du Haut Atlas central (Maroc) : corrélations lithostratigraphiques, éléments de datations et cadre tectono-sédimentaire. *Bull. Soc. géol. Fr.,* 7, **23** (6) : 627-639.

JENNY, J., A. LE MARREC & M. MONBARON, 1981*b*. — Les empreintes de pas de Dinosauriens du Haut Atlas central (Maroc) : nouveaux gisements et précisions stratigraphiques. *Geobios*, **14** (3): 427-431.

JENNY, J., & J. A. JOSSEN 1982. — Découverte d'empreintes de pas de Dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Pliensbachien) du Haut Atlas central (Maroc). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, II, **294** : 223-226.

LAVILLE, E., 1978. — Incidence des jeux successifs d'un accident synsédimentaire sur les structures plicatives du versant nord du Haut Atlas central (Maroc). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, **20** (3) : 239-337.

LAVOCAT, R., 1951. — Découverte de restes d'un grand Dinosaurien sauropode dans le Crétacé du Sud marocain. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **232** (2): 169-170.

— 1952-54. — Sur les Dinosauriens du Continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *C.r. 19ᵉ Congr. géol. int.*, Alger, sect. 13, fasc. 15 : 65-68.

LE MARREC, A., 1979. — Cadre géologique des indices de charbon (lignite) et cuivre de l'Adrar-n-Aglagal (région de Telouet). Rapport inédit, Div. géol. générale, Rabat, n° 1037.

LE MARREC, A., & J. JENNY, 1980. — L'accident de Demnat, comportement synsédimentaire et tectonique d'un décrochement transversal du Haut Atlas central (Maroc). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, **22** (3) : 421-427.

LEONARDI, G., 1979. — Nota preliminar sobre seis pistas de Dinosauros Ornithischia da Bacia do Rio do Peixe, em Sousa, Paraiba, Brasil. *An. Acad. Brasil. Cienc.*, **51** (3) : 501-516.

LULL, R. S., 1953. — Triassic life of the Connecticut Valley. *Bull. Geol. Natur. History Survey Connecticut*, **81** : 336 p. , Hartford.

MONBARON, M., 1978. — Nouveaux ossements de Dinosauriens de grande taille dans le bassin jurassico-crétacé de Taguelft (Atlas de Beni Mellal, Maroc). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **287** : 1277-1279.

— 1980. — Le magmatisme basique de la région de Tagalft, dans son contexte géologique régional (Haut Atlas central, Maroc). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **290** : 1337-1340.

— 1983. — Dinosauriens du Haut Atlas central (Maroc) : état des recherches et précisions sur la découverte d'un squelette complet de grand Cétiosaure. *Actes Soc. jurassienne d'Emulation* (Porrentruy) : 203-234.

— *sous presse*. — Carte géologique du Maroc 1 : 100.000, feuille Beni Mellal. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc* : 341.

MONBARON, M., & P. TAQUET, 1981. — Découverte d'un squelette complet d'un grand Cétiosaure (Dinosaure sauropode) dans le bassin jurassique moyen de Tilougguit (Haut Atlas central, Maroc). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, II, **292** : 243-246.

PLATEAU, H., G. GIBOULET & E. ROCH, 1937. — Sur la présence d'empreintes de Dinosauriens dans la région de Demnat (Maroc). *C.r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **16** : 241-242.

ROCH, E., 1939. — Description géologique des montagnes à l'Est de Marrakech. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc*, **51** : 1-438.

THULBORN, R. A., & M. WADE, 1984. — Dinosaur trackways in the Winton Formation (Mid — Cretaceous) of Queensland. *Mem. Qd. Mus.*, **21** (2) : 413-517.

Achevé d'imprimer le 29 novembre 1985.

Le Bulletin du 2[e] trimestre de l'année 1985 a été diffusé le 17 octobre 1985.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.